



CAUSES ET CONSÉQUENCES DE LA VARIABILITÉ DU COMPORTEMENT  
D'INCUBATION CHEZ L'HIRONDELLE BICOLORE (*Tachycineta bicolor*)

par

Nghia Tran

mémoire présenté au Département de biologie en vue  
de l'obtention du grade de maître ès sciences (M.Sc.)

FACULTÉ DES SCIENCES  
UNIVERSITÉ DE SHERBROOKE

Sherbrooke, Québec, Canada, mai 2018

Le 18 mai 2018

*Le jury a accepté le mémoire de Monsieur Nghia Tran dans sa version finale.*

Membres du jury

Professeure Fanie Pelletier  
Directrice de recherche  
Département de biologie

Professeur Dany Garant  
Codirecteur de recherche  
Département de biologie

Professeur Marco Festa-Bianchet  
Évaluateur interne  
Département de biologie

Professeur Marc Bélisle  
Président rapporteur  
Département de biologie

## SOMMAIRE

Chez les espèces aviaires, l'incubation représente un stade de vie important. Durant cette période, les parents doivent faire face à un important compromis d'allocation des ressources entre leur propre maintien corporel et celui de leurs embryons. Ceci est d'autant plus vrai pour des espèces dont seulement la femelle participe à l'incubation. Le comportement d'incubation de ces femelles devrait donc être influencé à la fois par les besoins thermiques des embryons et par leur capacité énergétique. Ces deux valeurs peuvent à leur tour être influencées par des variables individuelles et environnementales. De plus, les besoins thermiques des embryons peuvent changer au cours de l'embryogénèse. Ainsi, comprendre les déterminants du comportement d'incubation peut s'avérer une tâche complexe. Cette étude avait comme objectif d'évaluer le comportement d'incubation au cours du développement embryonnaire et d'évaluer les déterminants individuels et environnementaux du comportement d'incubation des femelles chez un incubateur monoparental, l'Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*). De plus, les conséquences à court terme de la variabilité du comportement d'incubation sur des traits reliés à valeur phénotypique des femelles ont été déterminées.

Bien que les femelles passaient la même proportion de temps à incuber au cours du développement embryonnaire, les visites d'incubation étaient plus fréquentes et de plus courtes durées vers la fin de la période d'incubation, ce qui reflète les propriétés thermiques changeantes des embryons durant l'embryogénèse. Les facteurs environnementaux avaient un effet important sur le comportement d'incubation. Notamment, la température ambiante avait un effet non linéaire sur les trois comportements évalués, soit la proportion de temps passé à incuber, le nombre de visites d'incubation et la durée moyenne des visites d'incubation. Entre des températures froides et intermédiaires, la température agissait comme une contrainte énergétique sur le comportement d'incubation des femelles. Plus précisément, les femelles étaient en mesure de passer plus de temps à incuber lorsqu'il faisait plus chaud puisque les

coûts énergétiques de l'incubation sont atténués par de telles conditions environnementales. De plus, l'effet de la température était surtout notable pendant le début de la période d'incubation lorsque les embryons sont moins sensibles aux variations de température. Il semble donc y avoir un changement de la balance des coûts et bénéfices de quitter le nid au cours du développement embryonnaire. Finalement, la proportion de temps passé à incuber avait un effet positif sur la proportion d'œufs éclos. Le comportement d'incubation est donc dépendant du contexte et peut avoir un effet direct sur la valeur adaptative des femelles.

Mots clés : Comportement, incubation, oiseaux, soins parentaux, embryogénèse, développement embryonnaire, effets environnementaux, effets individuels, prise de données automatisée.

## REMERCIEMENTS

Tout d'abord, je tiens à remercier Fanie Pelletier, ma directrice de recherche et Dany Garant mon codirecteur de recherche. Je tiens à vous remercier pour la confiance et le temps que vous m'avez accordés. Sans vous, je n'aurais pas pu vivre cette expérience qui m'aura permis d'apprendre et de grandir sur les plans technique, scientifique et personnel. Vous m'avez permis d'accomplir quelque chose de très important pour moi. Merci à Marc Bélisle qui est membre de mon comité de maîtrise ainsi que l'instigateur du projet Hirondelle. Non seulement le projet Hirondelle permet de faire des découvertes scientifiques importantes, mais ce projet représente aussi un milieu d'apprentissage exceptionnel. Merci à Marco Festa-Bianchet qui est également membre de mon comité de maîtrise et qui a participé à mes rencontres de comité malgré le décalage horaire. Merci à Audrey Bourret pour ton aide et pour ta capacité de trouver les bons mots pour soulager mes crises de panique! Merci aux stagiaires qui nous ont accompagnés pour la collecte des données. Merci aux membres des laboratoires; vous côtoyer jour après jour a été une expérience enrichissante et motivante. Merci aux « geeks » qui m'ont aidé avec la programmation : Julien, Gab, François et Steve. Je n'aurais jamais pu accomplir tout cela sans vous. Merci à toutes les belles rencontres pour le "good time" et les belles soirées bien arrosées... Santé! Merci à ma famille qui m'a encouragé et qui s'est intéressée à ce qui m'intéresse. Jacques, tu as été un sacré bon colocataire, merci! Finalement, merci aux organismes subventionnaires, le CRSNG, le FRQNT et le CSBQ, pour avoir rendu possible mon projet de maîtrise.

## TABLE DES MATIÈRES

SOMMAIRE.....	v
REMERCIEMENTS.....	vii
TABLE DES MATIÈRES.....	viii
LISTE DES TABLEAUX.....	x
LISTE DES FIGURES.....	xii
CHAPITRE 1 INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	1
1.1 Coûts de la reproduction.....	1
1.2 Les soins parentaux.....	4
1.3 Sources de variabilité des soins parentaux.....	5
1.3.1 Niveau individuel.....	6
1.3.2 Niveau environnemental.....	7
1.4 L'incubation chez les oiseaux.....	8
1.4.1 Les coûts de l'incubation.....	10
1.4.2 Comportement d'incubation : coûts et bénéfices.....	12
1.4.3 Le développement embryonnaire.....	14
1.5 Objectifs du projet de recherche.....	15
1.6 L'Hirondelle bicolore.....	16
CHAPITRE 2 CONTEXT DEPENDENT ENVIRONMENTAL EFFECTS ON INCUBATION BEHAVIOUR OF TREE SWALLOW ( <i>Tachycineta bicolor</i> ).....	17
2.1 Abstract.....	18
2.2 Introduction.....	19
2.3 Methods.....	22
2.3.1 Data collection.....	22
2.3.2 Statistical analyses.....	25
2.3.2.1 Incubation behaviour.....	25
2.3.2.2 Hatching success.....	26
2.4.1 Incubation behaviour.....	27
2.4.2 Hatching success.....	33
2.5 Discussion.....	36
2.5.1 Incubation behaviour.....	36
2.5.2 Hatching success.....	40
2.6 Conclusion.....	41
2.7 Acknowledgments.....	41
2.8 References.....	41
2.9 Supplementary information.....	51
.....	51
CHAPITRE 3 DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE.....	55
3.1 Retour sur les résultats.....	55

3.1.1 Comportement d'incubation.....	55
3.1.2 Succès d'éclosion.....	58
3.2 Perspectives d'avenir.....	59
3.3 Conclusion.....	61
BIBLIOGRAPHIE.....	63



## LISTE DES TABLEAUX

1.1 Définitions des différents termes souvent utilisés dans l'étude des soins parentaux. (Modifié à partir de Hamel et al. [2010] et de Klug et al. [2012]).....	3
2.1 Predictor variables for three incubation behaviours in Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016. Variables kept in the final models are in bold. Clutch identity was included in every model as a random effect. Year was also included as a random effect in models for the proportion of time spent incubating and mean off-bout duration. Estimates, standard errors and P-values reported have been estimated using mixed effects models including clutch identity, farm and year as random effects. All response variables were centered and scaled by their standard deviation. R2 were calculated using Nakagawa and Schielzeth (2013) method.....	32
2.2 Effect of incubation behaviour, individual characteristics and environmental factors on hatching success probability (n = 174) and proportion of egg hatching (n = 152) for Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016. Variables kept in the final models are in bold. The hatching success probability model was fitted with farm identity as a random effect. The proportion of egg hatching model was fitted with farm identity and year as a random effects. All response variables were centered and scaled by their standard deviation. R2 were calculated using Nakagawa and Schielzeth (2013) method.....	35
S2.1 Predictor variables for three incubation behaviours for Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016. Interaction between incubation day and ambient temperature was omitted to interpret their effect size. Year was also	

included in the analysis of the proportion of time spent incubating and mean off-bout duration as a random effect. Estimates, standard errors and P-values reported have been estimated using mixed effects models including nest-box identity, farm and year as random effects. All explanatory variables were centered and scaled by their standard deviation .....	53
S2.2 Coefficients of correlation (r) between different incubation behaviours for female Tree swallows nesting in Southern Québec. Data were monitored daily (N = 1380 clutch x day).....	54
S2.3 Coefficients of correlation (r) between different incubation behaviours female Tree swallows nesting in Southern Québec for 140 clutches. Data were summarized for the total incubation period.....	54

## LISTE DES FIGURES

1.1	Certains individus allouent plus de ressources à la reproduction que d'autres. Le coût de la reproduction dépend de la quantité de ressources allouées et de la quantité de ressources acquises. La taille des cercles représente la quantité de ressources allouées ou acquises. L'individu A et l'individu B ont la même quantité de ressources acquises, mais diffèrent dans leur investissement. L'individu C a acquis plus de ressources que les individus A et B et alloue plus de ressources à la reproduction que ces derniers, mais n'investit pas nécessairement plus. (Modifié à partir de Alonso-Alvarez et Velando [2012]).....	4
1.2	L'allocation parentale observée peut être la même si l'environnement dans lequel vit l'individu A est d'une qualité inférieure par rapport à celui dans lequel vit l'individu B. Les parents peuvent compenser la disparité de l'abondance des ressources en fournissant un plus grand effort parental. L'épaisseur de la flèche représente le temps et/ou l'énergie qu'un parent dépense pour en arriver à une allocation parentale donnée. Ainsi, l'individu A dépense plus de ressources que l'individu B dans la reproduction.....	8
2.1	Relationships between incubation day and daily A) proportion of time spent incubating, B) off-bout frequency and C) mean off-bout duration for 195 Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016. Predictions were obtained from the models in Table 2.1 but excluding the interaction between incubation day and ambient temperature (See table S2.1). Incubation day 0 is the day when the last egg for a given clutch was laid. For illustrative purpose, the top 5% of raw data in panel C) were omitted to show predicted relationship. Running the model without these data yielded similar values ( $\beta = -0.06$ , $SE = 0.01$ , $P < 0.001$ ).....	29

2.2	Relationships between mean daytime ambient temperature and daily A) proportion of time spent incubating, B) off-bout frequency and C) mean off-bout duration for 195 Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016 as predicted by statistical models in table 2.1. Predictions were obtained from the models in presented Table 1 but excluding the interaction between incubation day and ambient temperature (See table S2.1). (Mean Ambient temperature = 19.25 °C, SD = 4.9 °C).....	30
2.3	The effect of temperature on incubation behaviours are greater during the early stage of incubation. Predictions of the daily A) proportion of time spent incubating, B) off-bout frequency and C) mean off-bout duration were obtained from the models presented in Table 1 and the data set contained 195 Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016. For illustrative purpose, cold (circles), mid (squares) and warm (triangles) temperatures were set as the 10th, 50th and 90th percentiles respectively. Early, mid and late incubation stages were set as incubation day 3, 8 and 13 respectively.....	31
2.4	The effect of proportion of time spent incubating on hatching success probability (A; mean proportion of time spent incubating = 0.60; SD = 0.09; N = 174) and on proportion of egg hatching (B; mean proportion of time spent incubating = 0.62; SD = 0.07; N = 152) for Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016. Predictions were obtained from the models presented in Table 2.....	34
S2.1	Proportion of time spent incubating was compared using two different methods. Two hours observation sessions were performed on seven different clutches. These results were then compared with results obtained with automated temperature data loggers. (Pearson's correlation; $r = 0.782$ , $P = 0.038$ ).....	51

S2.2 Proportion of time spent incubating as a function of incubation day in Tree swallows. Females gradually start incubating before clutch completion date (incubation day 0), and steady incubation starts after completion date.....	52
---	----

# **CHAPITRE 1**

## **INTRODUCTION GÉNÉRALE**

### **1.1 Coûts de la reproduction**

La reproduction est un aspect fondamental retrouvé chez toutes formes de vie. Chaque entité vivante est le produit de la reproduction (Freeman et Herron, 2007). La reproduction permet aux individus de passer leur bagage génétique à une génération suivante, mais puisque les ressources sont souvent limitées, elle peut imposer d'importants coûts qui peuvent se manifester sous diverses formes (Clutton-Brock, 1991; Stearns, 1992). Selon la théorie des traits d'histoire de vie, le coût ultime de la reproduction est une diminution de la valeur adaptative des parents (Tableau 1). La valeur adaptative des parents peut être affectée par l'entremise de leur survie ou de leur fécondité, et de la condition de leur progéniture lors d'un événement de reproduction futur (Nur, 1988; Lindén et Møller, 1989; Stearns, 1992; Alonso-Alvarez et Velando, 2012). Ainsi, cette théorie prédit un compromis entre la reproduction actuelle et la reproduction future. Ce coût reproducteur est attendu puisque la reproduction impose aux parents des coûts écologiques et physiologiques qui viendront détériorer leur condition ou leur chance de survie (tableau 1). Plusieurs aspects de la reproduction peuvent par exemple rendre les parents plus susceptibles à la prédation (revue par Magnhagen, 1991). Les coûts physiologiques se manifestent plutôt parce que des ressources limitées qui pourraient autrement servir à d'autres fonctions physiologiques sont utilisées pour la reproduction (Calow, 1978). Par exemple, chez plusieurs espèces d'oiseaux, les caroténoïdes sont des molécules importantes pour l'expression de certains caractères sexuels secondaires (Hill, 1991), mais aussi pour des fonctions somatiques (Blount et al., 2003) (p. ex. défense

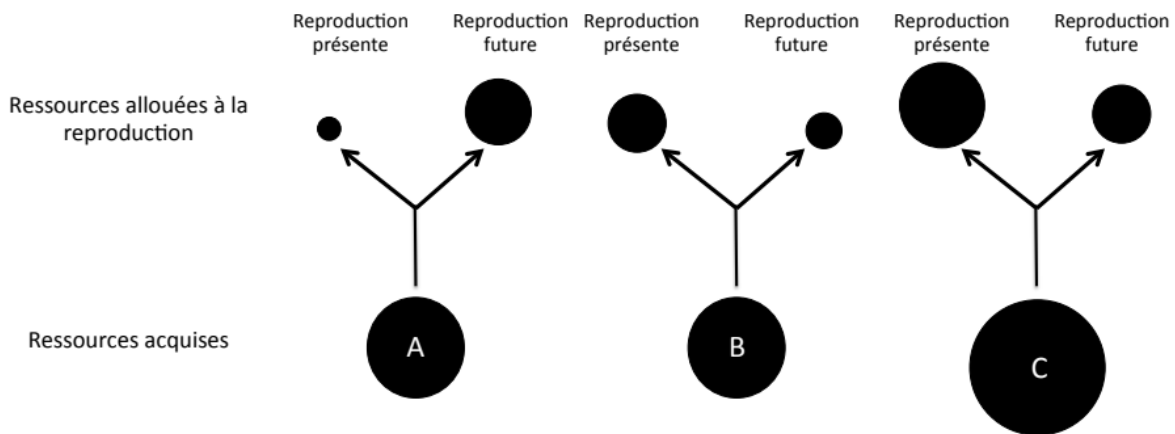
immunitaire, résistance au stress oxydatif). Les caroténoïdes ne peuvent cependant pas servir simultanément aux deux fonctions (Fitze et al., 2007) et les parents doivent compromettre l'une de ces deux fonctions. Les différents évènements de reproduction chez les espèces itéropares sont donc reliés par une série de contraintes qu'impose chaque évènement de reproduction (Stearns, 1992).

Le compromis attendu entre les différents évènements de reproduction n'est toutefois pas toujours observé (p. ex. Murphy et al., 2000; Dobbs et al., 2006). En effet, les compromis d'allocation des ressources ne sont souvent perceptibles que lorsque les ressources sont limitées (Stearns, 1992). La capacité d'acquisition des ressources peut donc avoir un effet sur l'ampleur des compromis d'allocation physiologique et ainsi sur la reproduction future (Van Noordwijk et de Jong, 1986). Si un individu a accès à une grande quantité de ressources, il est possible que celui-ci n'ait pas à compromettre autant son maintien corporel lors de la reproduction. Chez le Diamant mandarin (*Taeniopygia guttata*), Bertrand et al. (2006) ont montré que l'effort reproducteur, évalué par le nombre d'œufs pondus, diminuait la capacité de résister au stress oxydatif, mais que lorsque la diète était supplémentée avec des caroténoïdes, cet effet n'était plus observé. En milieu naturel, les ressources peuvent souvent être limitées et leur disponibilité peut varier dans le temps et dans l'espace. De plus, certains individus sont capables d'acquérir plus de ressources que d'autres indépendamment de leur environnement. Par exemple, chez certaines espèces ayant une structure sociale définie, les individus dominants peuvent avoir un accès privilégié à la nourriture (Appleby, 1980; Barton et Whiten, 1993). Le coût reproducteur d'un individu peut donc varier selon la quantité de ressources qu'il alloue à la reproduction et selon sa capacité d'acquisition des ressources (figure 1).

**Tableau 1.1** Définitions des différents termes souvent utilisés dans l'étude des soins parentaux. (Modifié à partir de Hamel et al. [2010] et de Klug et al. [2012])

Terme	Définition
Allocation (ou dépense) reproductive	Quantifie l'énergie allouée à la reproduction. N'implique pas explicitement de coûts en matière de valeur adaptative des parents.
Allocation (ou dépense) parentale	Dépense de ressources parentales (incluant le temps ou l'énergie) pour les soins parentaux d'un ou de plusieurs membres de la progéniture. N'implique pas explicitement de coûts en matière de valeur adaptative des parents.
Investissement parental	Dépense parentale, qui permet d'améliorer la valeur adaptative de la progéniture (c.-à-d. soins parentaux) aux dépens de la valeur adaptative des parents. Implique un coût en matière de valeur adaptative des parents.
Effort parental	Comprend les coûts énergétiques de la production de la progéniture et des soins parentaux prodigués à cette progéniture.





**Figure 1.1** Certains individus allouent plus de ressources à la reproduction que d'autres. Le coût de la reproduction dépend de la quantité de ressources allouées et de la quantité de ressources acquises. La taille des cercles représente la quantité de ressources allouées ou acquises. L'individu A et l'individu B ont la même quantité de ressources acquises, mais diffèrent dans leur investissement. L'individu C a acquis plus de ressources que les individus A et B et alloue plus de ressources dans la reproduction que ces derniers, mais n'investit pas nécessairement plus. (Figure modifiée à partir de Alonso-Alvarez et Velando, [2012])

## 1.2 Les soins parentaux

Chez plusieurs espèces, les soins parentaux représentent un coût considérable associé à la reproduction. Les soins parentaux sont ces comportements des parents qui améliorent la valeur adaptative de leur progéniture (Clutton-Brock, 1991). Ces comportements peuvent être observés sous diverses formes et durant différents stades du développement de la progéniture. Par exemple, avant même la naissance de la progéniture, la construction d'un endroit propice au développement du jeune (p. ex. un nid ou un terrier) (Vleck, 1975; Lombardo et al., 1995) ou l'ajustement de la quantité de vitellus à l'intérieur d'un œuf (Krist, 2011) sont des facteurs

qui auront un effet sur la vie de cette progéniture. Les soins parentaux existent aussi dans des formes plus évidentes, comme le nourrissage ou la défense des jeunes (Clutton-Brock et al., 1989). Klug et al. (2012) proposent une définition légèrement plus stricte des soins parentaux qui suit les trois critères suivants : un comportement parental qui 1) se produit après la fertilisation 2) est dirigé vers la progéniture 3) semble pouvoir contribuer à augmenter le succès reproducteur à vie de la progéniture. Cette définition diffère par l'inclusion d'un critère de post-fertilisation et certains auteurs préféreront garder la définition plus large initialement proposée par Clutton-Brock (1991).

### 1.3 Sources de variabilité des soins parentaux

Il existe une grande diversité de soins parentaux, avec un continuum dans lequel certaines espèces ne prodiguent presque aucun soin parental alors que chez d'autres, les parents consacrent une grande quantité d'énergie et de temps à l'élevage des jeunes (revue par Clutton-Brock, 1991; Smiseth et al., 2012). Par exemple, chez plusieurs espèces d'amphibiens, les soins parentaux consistent seulement en la ponte des œufs à un endroit propice, alors que chez certaines espèces de primates, en plus de la gestation et de la lactation, la mère peut participer aux interactions sociales de sa progéniture après que ceux-ci aient atteint la maturité sexuelle pour ainsi les aider à atteindre un statut social élevé (Smiseth et al., 2012). Il existe également de la variabilité des soins parentaux aux niveaux intraspécifique et intrapopulationnel. Cette variabilité est plutôt reflétée par la quantité et la qualité des soins parentaux allouées à la progéniture (Schwagmeyer et Mock, 2008; Williams, 2012). Ces différences dans l'allocation parentale peuvent être observées pour des raisons diverses. Un parent qui alloue plus de ressources qu'un autre n'investit pas nécessairement plus s'il est en mesure d'acquérir une plus grande quantité de ressources et ainsi d'atténuer le coût reproducteur. À l'opposé, des individus ayant la même capacité d'acquisition des ressources peuvent différer dans leur investissement parental en allouant des quantités de ressources

différentes à la reproduction (figure 1). Ces différences dans l'allocation parentale peuvent être expliquées en partie par des facteurs individuels et environnementaux (Stearns, 1992; Tremblay et al., 2005; Wetzel et al., 2015).

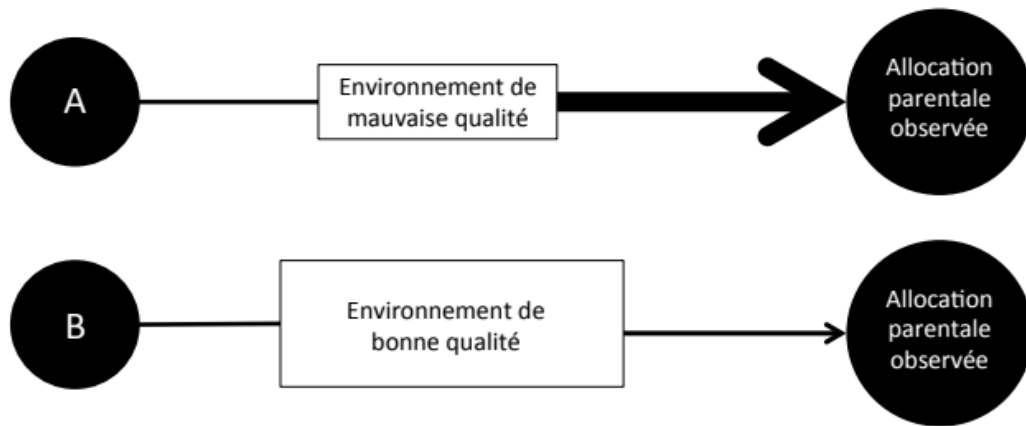
### 1.3.1 Niveau individuel

L'investissement parental lors d'un événement de reproduction devrait refléter un équilibre entre la valeur de la progéniture actuelle et future. Plus précisément, la théorie des traits d'histoire de vie prédit que les parents devraient investir dans la reproduction actuelle en fonction de la valeur reproductive perçue dans cet événement de reproduction et de leur valeur reproductive résiduelle (Williams, 1966). La valeur reproductive résiduelle est une valeur théorique qui représente le potentiel de la reproduction future à contribuer à la valeur adaptative à vie des parents (Klug et al., 2012). D'une part, si la progéniture actuelle peut grandement contribuer à la valeur adaptative des parents, ceux-ci devraient investir dans cette progéniture, aux dépens de leur propre capacité de reproduction future. Par exemple, chez le Canard colvert (*Anas platyrhynchos*), lorsqu'un prédateur approche un nid, les femelles qui incubent une plus grande couvée ont plutôt tendance à protéger leurs œufs en demeurant camouflées sur ceux-ci, puisque ces œufs peuvent amener une grande contribution à leur valeur adaptative (Albrecht et Klvaňa, 2004). Par contre, si un parent possède une grande valeur reproductive résiduelle, celui-ci ne devrait pas s'investir autant dans la reproduction actuelle. Chez les espèces itéropares, les jeunes individus qui ont plusieurs occasions de reproduction devant eux devraient plutôt maximiser leur succès reproducteur lors d'une reproduction future comparativement aux individus plus vieux qui sont plus susceptibles de mourir avant un autre événement de reproduction (Coleman et Gross, 1991). Ainsi, l'hypothèse de l'investissement terminal (Clutton-Brock, 1984) suggère que des individus âgés approchant la mort ont moins à perdre et devraient investir de façon plus importante dans la reproduction actuelle (Klug et al., 2012). Par exemple, lorsqu'ils perçoivent une maladie, les

Fou à pieds bleus (*Sula nebouxii*) plus âgés redoublent leur effort reproducteur alors que les individus plus jeunes diminuent légèrement leur effort reproducteur (Velando et al., 2006).

### 1.3.2 Niveau environnemental

Il a été montré que les parents peuvent fournir plus de ressources à leur progéniture lorsque les ressources se font plus abondantes (Whittingham et Robertson, 1994; Goodbred et Holmes, 1996; Naef-Daenzer et al., 2000; Pearse et al., 2004). Par contre, cette tendance n'est pas une généralité (Hoi-Leitner et al., 2001; Tremblay et al., 2005; D'Astous et Villard, 2012) puisque les parents sont parfois capables de compenser une quantité de ressources moins abondantes. En d'autres mots, les parents qui habitent de mauvais habitats peuvent fournir plus d'efforts afin de procurer une quantité suffisante de ressources à leurs jeunes (figure 2) (Tremblay et al., 2005). Par exemple, chez le Faucon crécerelle (*Falco tinnunculus*), les parents peuvent satisfaire une demande énergétique plus élevée de la part des jeunes en apportant plus de nourriture au nid et en passant plus de temps en vol pour la quête alimentaire (Masman et al., 1989). Par contre, cet effort énergétique supplémentaire peut avoir un effet négatif sur la condition corporelle des parents. Par exemple, Pigeon et al. (2013) ont montré que lorsque injectées à la phytohémagglutinine, les femelles Hirondelle bicolore (*Tachycineta bicolor*) qui nichaient dans des milieux agricoles intensifs (c.-à-d. de piètre qualité) avaient une réponse immunitaire inférieure à celle des parents qui nichait en milieux agricoles non intensifs, mais que celle des oisillons n'était pas différente. Ainsi, dans des habitats d'agriculture intensive, les parents semblent compenser cette disparité en matière de qualité environnementale, mais cette compensation serait payée par des réductions dans les ressources allouées à leur propre maintien corporel. Les auteurs de cette étude (Pigeon et al., 2013) ont d'ailleurs observé que cet effet était plus marqué chez les parents en piètre condition physique, ce qui suggère que certains individus auraient une meilleure capacité d'acquisition des ressources et que ces derniers seraient en mesure d'élever des jeunes en bonne condition tout en évitant de compromettre leur propre condition corporelle.



**Figure 1.2** L'allocation parentale observée peut être similaire même si l'environnement dans lequel vit l'individu A est d'une qualité inférieure par rapport à celui dans lequel vit l'individu B. Les parents peuvent compenser la disparité de l'abondance des ressources en fournissant un plus grand effort parental. L'épaisseur de la flèche représente le temps et/ou l'énergie qu'un parent dépense pour en arriver à une allocation parentale donnée. Ainsi, l'individu A dépense plus de ressources que l'individu B dans la reproduction.

#### 1.4 L'incubation chez les oiseaux

Chez les espèces ovipares, l'embryogenèse se termine à l'extérieur de l'organisme maternel dans un œuf qui contient les nutriments nécessaires pour la croissance jusqu'à l'éclosion (Blackburn, 1999). Les soins parentaux accordés aux œufs après la ponte permettent de protéger ceux-ci des risques environnementaux, par exemple la prédation, la dessiccation ou l'hypoxie (Deemings, 2002). Les parents doivent également exposer leurs œufs à un environnement propice au développement embryonnaire. Pour ce faire, durant l'incubation, les parents assurent le contrôle de l'environnement d'incubation en modulant la température ou l'humidité. En maintenant la température des œufs au-dessus du zéro physiologique

(24 à 27 °C) (Deeming, 2002a), c'est-à-dire la température minimale requise pour l'embryogenèse, les adultes assurent le développement embryonnaire (Hepp et al., 2006; Olson et al., 2006).

Il existe une grande diversité de modes d'incubation chez les espèces aviaires. Skutch (1957) propose une classification de ces modes d'incubation selon l'implication des parents. Dans sa forme la plus simple, cette classification englobe cinq différents groupes : (1) chez les espèces avec un mode d'incubation biparentale, qui est le plus répandu, les deux parents participent directement à l'incubation. Puisque les parents peuvent se relayer la tâche, ces espèces sont capables de fournir un environnement d'incubation très stable à leur progéniture. Chez les espèces avec un mode d'incubation monoparental (2), un seul parent participe à l'incubation. Cette catégorie peut être sous-divisée selon le sexe du parent qui assure l'incubation. Le mode d'incubation par le mâle exclusivement est beaucoup plus rare que l'incubation monoparentale par la femelle (Cockburn, 2006). Chez certaines espèces avec un mode d'incubation monoparental, l'autre parent (souvent le mâle) peut contribuer indirectement à l'incubation en nourrissant sa partenaire. Cette contribution n'est toutefois pas suffisante pour assurer une présence au nid de façon constante et les femelles quittent tout de même leur nid de façon intermittente afin de se nourrir (Amininasab et al., 2016). D'autres espèces incubent leur couvée de façon coopérative (3) avec plus de 2 individus participant à l'incubation des œufs. Les espèces parasites (4) ne s'occupent pas de l'incubation de leurs œufs, car ces derniers sont pondus dans les nids d'autres espèces. Finalement, plutôt que d'utiliser la chaleur corporelle (5), certaines espèces utilisent d'autres sources d'énergie thermique, comme la chaleur géothermique. Les deux premiers groupes comprennent la grande majorité des espèces, soit environ 90 % de celles dont le mode d'incubation est connu (Deeming, 2002a; Cockburn, 2006).

Chez les incubateurs monoparentaux, puisque l'autre parent ne participe pas directement à l'incubation, le compromis entre le maintien des embryons et le maintien corporel du parent est encore plus important. Par exemple, durant la période d'incubation de plusieurs espèces d'oies, les femelles passent en moyenne entre 90 à 99,5 % de leur temps à incuber et quittent le nid en moyenne entre 0,5 et 6 fois par jour, ce qui résulte en une perte de masse corporelle pouvant aller jusqu'à 32 % de la masse durant la période d'incubation (Thompson et Raveling, 1987). Ces espèces ont une stratégie de reproduction sur capital, c'est-à-dire que les ressources utilisées pour la reproduction sont accumulées avant la reproduction. À l'opposé, les espèces possédant une stratégie de reproduction sur revenu n'ont pas cette capacité d'emmagasiner de réserves énergétiques et ne peuvent pas soutenir ce rythme d'incubation (Stephens et al., 2009). Par exemple, les passereaux avec un mode d'incubation monoparentale passent en moyenne 73 % de leur temps à incuber (Deemings, 2002), puisque le parent qui incube doit fréquemment quitter son nid pour se nourrir. Ainsi, contrairement aux espèces avec un mode d'incubation biparental chez lesquelles les œufs sont incubés en moyenne 92,6 % du temps, les œufs des espèces à incubation monoparentale sont fréquemment laissés sans source de chaleur externe. Ces expositions à des conditions sous-optimales peuvent ensuite engendrer des conséquences à court et à long terme sur la progéniture. L'exposition à de basses températures d'incubation peut par exemple réduire le succès d'éclosion (Hepp et al., 2006), prolonger le développement embryonnaire (Hepp et al., 2006; Olson et al., 2006; Nord et Nilsson, 2011) ou nuire à la condition des oisillons (Pérez et al., 2008; Ben-Ezra et Burness, 2017). À plus long terme, des températures sous-optimales peuvent réduire le taux de survie (Hepp et Kennamer, 2012; Berntsen et Bech, 2016) des oisillons et réduire la masse de la progéniture une fois adulte (Ben-Ezra et Burness, 2017).

#### 1.4.1 Les coûts de l'incubation

Un fort intérêt pour l'étude des soins parentaux chez les oiseaux existe depuis que David Lack (1947) a proposé l'hypothèse de la taille de couvée optimale. Celle-ci prédit que la sélection

naturelle devrait favoriser les génotypes dans lesquels la taille de la couvée est ajustée afin de produire le plus grand nombre de jeunes à l'envol. De plus, en raison du haut niveau d'activité durant le nourrissage des oisillons, Lack considérait cette phase comme étant l'étape limitante du succès reproducteur aviaire. Ainsi, l'incubation a longtemps été considérée comme une phase sans dépenses énergétiques importantes. Cette supposition fut ensuite appuyée par le modèle de King (1973) qui montrait que l'énergie thermique nécessaire pour le développement embryonnaire n'excédait pas l'énergie thermique générée par le métabolisme de base des parents. Mais contrairement aux prédictions de l'hypothèse de la taille de couvée optimale, plusieurs études ont montré que lorsque le nombre de jeunes à nourrir était manipulé afin d'être augmenté, les parents étaient en mesure d'amener plus de jeunes à l'envol que le nombre d'œufs initialement pondus (revue par Ydenberg et Bertram, 1989). En d'autres mots, selon ces résultats et en supposant que la ponte et l'incubation des œufs ne représentent pas un coût énergétique important, les tailles de couvées pondues n'étaient pas toujours optimales. La supposition suggérant que l'incubation est une activité sans coût important a tout de même continué d'occuper une place importante dans la littérature sur les soins parentaux aviaires jusqu'à la fin des années 1980 et le début des années 1990 (voir Nord et Williams, 2015). Les chercheurs ont ensuite commencé à mettre en doute cette supposition lorsqu'ils ont observé que l'efficacité de l'incubation était négativement affectée par le nombre d'œufs à incuber (Coleman et Whittall, 1988; Moreno et al., 1989, 1991). Finalement, en considérant les coûts reliés à la ponte et l'incubation des œufs, les chercheurs ont constaté que les tailles de couvées chez plusieurs espèces étaient en fait optimales (Monaghan et al., 1998; Visser et Lessells, 2001).

À ce jour, il est clair que l'incubation représente une période de dépenses énergétiques élevées. Par exemple, le taux métabolique de terrain durant l'incubation est égal à celui observé durant le nourrissage des oisillons (Nord et Williams, 2015). Le comportement d'incubation est ainsi finement ajusté à un budget énergétique et de simples modifications à ce budget peuvent mener à des conséquences à différents niveaux. Ce budget peut être



expérimentalement manipulé, par exemple, en modifiant le coût de l'incubation ou en facilitant l'accès aux ressources. En modifiant la température d'un nichoir, les chercheurs peuvent influencer le coût physiologique de l'incubation (Nord et Nilsson, 2011). En diminuant la température, un parent doit dépenser une plus grande quantité d'énergie thermique afin d'amener ses œufs à une température optimale (Vleck, 1981; Haftorn et Reinertsen, 1985), ce qui peut entraîner une diminution de l'allocation parentale dans l'incubation (Bryan et Bryant, 1999; Ardia et Clotfelter, 2007; Londoño et al., 2008; Ardia et al., 2009; Nord et Nilsson, 2012) ou le nourrissage des oisillons (Heaney et Monaghan, 1996; de Heij et al., 2006; Dobbs et al., 2006; Nilsson et al., 2008). Ainsi, des contraintes énergétiques durant l'incubation peuvent avoir des effets sur l'incubation, mais les effets peuvent aussi être reportés sur des étapes subséquentes de la reproduction. Quelques études ont évalué l'importance des effets reportés sur une plus grande échelle temporelle. Chez une espèce longévive, l'Eider à duvet (*Somateria mollissima*), une augmentation expérimentale de la taille de couvée durant l'incubation peut mener à une perte de masse plus importante et à une diminution des réponses immunitaires durant le même événement de reproduction, mais aussi à une fécondité réduite lors de la reproduction subséquente (Hanssen et al., 2005). Des effets reportés de l'incubation ont aussi été observés chez la Mésange charbonnière (*Parus major*), une espèce qui peut vivre quelques années et qui, dans certaines populations, peut produire deux couvées par saison de reproduction (Bulmer et Perrins, 1972). De Heij et al. (2006) ont augmenté les demandes énergétiques de cette espèce durant l'incubation et ont observé une diminution de la probabilité d'envol des secondes couvées. Ils ont aussi remarqué que la survie locale de ces individus diminuait en raison du coût énergétique supplémentaire imposé durant l'incubation.

#### 1.4.2 Comportement d'incubation : coûts et bénéfices

Afin de déterminer une stratégie d'incubation optimale, il est souvent utile de comparer les coûts et les bénéfices reliés à un comportement. Dans sa forme la plus simple, un

comportement devrait être favorisé lorsque les bénéfices surpassent les coûts associés à ce comportement (Krebs et Davies, 1993). Une des plus grandes limitations de cette approche est de choisir une devise quantitative pour analyser ces coûts et bénéfices. Dans la plupart des cas, les bénéfices sont mesurés par un gain d'énergie, de survie ou de reproduction alors que les coûts sont mesurés par une réduction du temps ou de l'énergie disponible pour d'autres comportements (Ha, 2010). Bien que l'analyse quantitative des coûts et des bénéfices liés au comportement d'incubation dépasse les limites et les objectifs de cette étude, cette approche peut tout de même fournir un cadre conceptuel pour aborder le comportement d'incubation.

Les incubateurs monoparentaux (souvent la femelle) de petite taille doivent souvent quitter leur nid afin de se nourrir. Ceux-ci font donc face à un compromis entre leur propre maintien corporel et celui de leurs œufs. En quittant le nid pour se nourrir, la femelle peut acquérir de l'énergie pour poursuivre l'incubation, mais doit exposer ses œufs à la température ambiante, ce qui peut engendrer différentes conséquences néfastes sur le développement embryonnaire (Hepp et al., 2006; Ben-Ezra et Burness, 2017), en plus de rendre les œufs vulnérables à la prédation (Conway et Martin, 2000a). Par contre, la valeur de ces coûts et bénéfices n'est pas nécessairement fixe. Par exemple, pour des voyages d'alimentation d'une même durée, les bénéfices peuvent varier selon la quantité de nourriture disponible à ce moment, alors que les conséquences de quitter le nid peuvent varier selon la température ambiante. À une température ambiante basse, les conséquences (c.-à-d. le coût) de quitter le nid sont plus importantes, car les températures basses sont plus létales pour les embryons que les températures modérées (Webb, 1987). De plus, les œufs refroidissent plus rapidement lorsque la température ambiante est basse, ce qui fait en sorte que la femelle retrouvera des œufs plus froids à son retour (Biebach, 1986). La température peut également influencer l'état physiologique de la femelle, ce qui peut influencer la perception des bénéfices d'un voyage de nourrissage (Caraco et al., 1990). À une température ambiante basse, les femelles font face à des contraintes énergétiques plus importantes et le risque de sous-alimentation est plus probable. Ainsi, la quête alimentaire prend une plus grande valeur dans cette situation ou,

autrement dit, le coût de ne pas aller s'alimenter augmente dans les environnements froids. De plus, les femelles devraient s'investir d'avantage dans la reproduction lorsque leur valeur reproductive résiduelle est basse (Williams, 1966). Certaines femelles pourraient ainsi percevoir les coûts et bénéfices reliés à l'incubation différemment en raison de leur chance de survie jusqu'à un événement de reproduction subséquent (Martin et al., 2018).

#### 1.4.3 Le développement embryonnaire

Le processus de conversion de l'albumen et de vitellus en un organisme viable peut être divisé en deux étapes principales : la différenciation cellulaire et la croissance embryonnaire (revue par Freeman et Vince, 1974). La majorité des tissus de l'embryon ainsi que des tissus extra-embryonnaires nécessaires à la croissance normale sont formés durant la première phase (Deeming et Ferguson, 1991). Après la formation d'un zygote, une première phase de croissance se déroule dans l'oviducte de la femelle, en même temps que le processus de formation de l'œuf. Cette première phase de différenciation cellulaire se termine avant l'oviposition, alors que le zygote est composé d'environ 60 000 cellules, et reprend lorsque l'œuf est exposé à des températures propices au développement embryonnaire (Deeming, 2002b). La partie antérieure de l'embryon se forme généralement avant la partie postérieure de sorte que le cerveau et le cœur se forment durant les premiers jours suivant l'incubation. L'amnios, le chorion, la membrane de la vésicule vitelline et l'allantoïde se forment également durant la différenciation cellulaire (Freeman et Vince, 1974).

La seconde phase du développement embryonnaire, la croissance embryonnaire, implique une augmentation de la taille de l'embryon et la maturation de certains tissus jusqu'à un stade qui rendra l'embryon prêt à éclore. C'est surtout cette phase qui détermine la durée de l'incubation et qui différencie les espèces nidicoles et nidifuges (Starck et Ricklefs, 1998). Contrairement aux espèces nidifuges, qui peuvent quitter le nid dès l'éclosion, ou presque, les espèces

nidicoles naissent immobiles, avec très peu ou pas de plumes et requièrent des soins parentaux pour leur alimentation et leur thermorégulation (Gill, 2007).

Entre l'oviposition et l'envol d'un oisillon, l'embryon va passer à travers une métamorphose majeure. En plus des changements morphologiques, l'embryon se transformera sur le plan physiologique en passant d'un organisme ectotherme à un organisme endotherme (Ricklefs et Hainsworth, 1968). Les premiers changements biothermiques se font sentir avant même l'éclosion, alors que l'embryon passera d'une masse cellulaire dans laquelle l'énergie thermique voyage par conductance à un organisme cardiovascularisé avec un transport axial de la chaleur (Turner, 1991, 2002). Ainsi, au cours du développement embryonnaire, le taux de perte de chaleur des embryons augmente, ce qui les rend moins tolérants au froid durant les derniers stades de l'incubation (Webb, 1987; Cooper et Voss, 2013).

### 1.5 Objectifs du projet de recherche

Le processus de développement embryonnaire est hautement dynamique et le comportement d'incubation devrait refléter les changements des propriétés thermiques des embryons. Le premier objectif de mon projet de maîtrise était d'évaluer les déterminants individuels et environnementaux du comportement d'incubation chez l'Hirondelle bicolore en mettant l'accent sur l'aspect dynamique du développement embryonnaire. Trois comportements d'incubation (la proportion de temps passé à incuber, la fréquence des visites d'incubation et la durée moyenne des visites d'incubation) ont été analysés sur une base quotidienne pour évaluer comment ces comportements peuvent changer durant cette période. L'aspect dynamique de l'incubation a également été pris en compte en évaluant comment les effets des facteurs environnementaux peuvent changer au cours du développement embryonnaire. Le deuxième objectif était d'évaluer les conséquences à court terme de la variabilité du comportement d'incubation sur l'aptitude phénotypique des femelles. Ainsi, dans une

deuxième série d'analyses, l'effet de la variabilité individuelle du comportement d'incubation sur le succès d'éclosion a été testé. Le succès d'éclosion a été considéré en deux temps; premièrement par la probabilité d'éclosion et ensuite, parmi les individus ayant amené au moins un œuf à l'éclosion, par la proportion d'œufs éclos.

## 1.6 L'Hirondelle bicolore

L'Hirondelle bicolore est un petit passereau qui niche à travers le Canada et dans la partie supérieure des États-Unis. En milieux naturels, elles nichent dans des cavités secondaires, mais utilisent fréquemment des nichoirs artificiels (Robertson et Rendell, 1990), ce qui en fait un bon modèle d'étude. Leur diète est composée principalement d'insectes aériens qu'elles attrapent au vol (Robertson et al., 1992). Chez cette espèce socialement monogame (Barber et al., 1996), les femelles assurent une bonne partie des soins parentaux; elles construisent presque entièrement le nid (Lombardo et al., 1995) et s'occupent à elles seules de l'incubation des œufs sans apport alimentaire de la part des mâles (Dunn et Hannon, 1992). La période d'incubation dure entre 9 et 17 jours (Ardia et al., 2006; Coe et al., 2015). Les oisillons naissent sans plumes et dépendent des parents pour le nourrissage et la thermorégulation (Starck et Ricklefs, 1998). Les femelles et les mâles participent tous les deux au nourrissage des oisillons (Robertson et al., 1992). Les femelles d'un an se distinguent facilement des femelles de plus d'un an par leur plumage brunâtre (Hussell, 1983). En règle générale, les jeunes femelles allouent moins de ressources à la reproduction. Par exemple, elles pondent de plus petites couvées et amènent moins de jeunes à l'envol (Robertson et Rendell, 2001). De plus, ces femelles tendent à amorcer la ponte des œufs plus tard dans la saison (Winkler et Allen, 1996; Bourret et al., 2015). Les jeunes femelles diffèrent également dans l'allocation des ressources entre la reproduction et le maintien corporel. Contrairement aux femelles plus âgées, les jeunes femelles qui font face à une contrainte énergétique ont tendance à produire des jeunes de plus petite masse, mais en perdant moins de poids durant la reproduction (Ardia et Clotfelter, 2007).

## CHAPITRE 2

### CONTEXT DEPENDENT ENVIRONMENTAL EFFECTS ON INCUBATION BEHAVIOUR OF TREE SWALLOW (*Tachycineta bicolor*)

L'incubation est une étape importante du cycle de vie des oiseaux, mais elle représente également une période de dépenses énergétiques considérables pour les parents. Le comportement d'incubation devrait donc être influencé à la fois par les besoins énergétiques des parents et des embryons. Au cours du développement embryonnaire, les propriétés thermiques des embryons changent et les parents devraient s'ajuster en conséquence. Les résultats de cette étude soulignent l'aspect dynamique du processus d'incubation chez l'Hirondelle bicolor (*Tachycineta bicolor*). Nous avons montré que la température ambiante agit comme une contrainte énergétique sur les capacités d'incubation des parents, mais que cette contrainte était surtout perceptible au début de l'incubation, lorsque les embryons possèdent une meilleure tolérance aux expositions à des températures ambiantes. De plus, nos résultats ont montré que la variabilité du comportement d'incubation peut affecter la proportion d'oeufs éclos. Ainsi, les capacités d'incubation des parents peuvent en partie limiter leur succès reproducteur.

Les analyses et l'écriture de la première version de cet article ont été réalisées par Nghia Tran. Ce dernier a également participé à la collecte des données. Ce travail a été supervisé par la Pr Fanie Pelletier et le Pr Dany Garant qui ont tous les deux participé à l'élaboration des analyses et à la révision du manuscrit. Le Pr Marc Bélisle a également fourni des conseils pour les analyses statistiques et révisé le manuscrit. Le manuscrit sera soumis au journal scientifique *Behavioral Ecology and Sociobiology*.

## **Context dependent environmental effects on incubation behaviour of Tree swallow (*Tachycineta bicolor*)**

Par

Nghia Tran, Dany Garant, Marc Bélisle et Fanie Pelletier

### 2.1 Abstract

Incubation represents a key developmental process for birds. Uniparental incubating species face an important trade-off between allocation in embryos development and self-maintenance. Incubation behaviour should thus be shaped by thermal requirements of embryos and by incubation capacities of parents. We assessed the individual and environmental determinants of three different incubation behaviours (proportion of time spent incubating, off-bout frequency and mean off-bout duration) throughout the embryonic development within a Tree swallow (*Tachycineta bicolor*) population nesting in Southern Québec, Canada. We also assessed the short-term consequences of these incubation behaviours on fitness by analysing their effects on hatching success. We found that although the proportion of time spent incubating remained stable as embryos approached hatching, females left their nest more often and for shorter periods, which may reflect the changing thermal needs of embryos. We also found that females spent less time incubating when ambient temperatures were low, which may indicate an energetic constraint. However, the magnitude of this effect was weaker during the later stages of incubation, when embryos are presumably more vulnerable to drastic changes in ambient temperature. Finally, females that spent more time incubating were able to hatch a greater proportion of their eggs. Our study illustrates how incubation is a complex dynamic process influenced by the energetic requirements of both females and embryos, which are subject to change during embryonic development.

## 2.2 Introduction

Environmental conditions experienced by individuals early in their life can have long lasting effects, and ultimately affect their fitness (Beckerman et al. 2002; Lummaa and Clutton-Brock 2002; Monaghan 2008; Wilkin and Sheldon 2009). Effects of early-life environments are documented across many taxa and for a broad range of morphological, life-history and physiological traits (See Lindström 1999 for review). Thus, the period during which offspring receives parental care is crucial not only for their early survival but also for their future reproductive performances (Reid et al. 2003; Pigeon et al. 2017). As predicted by the silver spoon hypothesis, favourable early life conditions can favour the development of advantageous phenotypes in later life-history stages (Grafen 1988; Monaghan 2008). Although parents may not always be able to control these conditions, the benefits of doing so, when possible, can have far-reaching consequences and ultimately improve fitness of both the parents and offspring.

In most bird species, incubating parents can modulate early life environmental conditions of their offspring by providing thermal energy for embryonic development (Deeming 2002). Incubation conditions can be defined by the thermal environment of the eggs, such as mean temperature exposure (e.g. Hepp et al. 2005; Hepp and Kennamer 2012) but other factors such as temperature fluctuations are also important (Olson et al. 2006; Ben-Ezra and Burness 2017). This is especially true for species in which parents need to leave their eggs periodically for foraging purposes (Deeming 2002; Cockburn 2006; Nord and Williams 2015). Conditions during incubation can have both short- and long-term effects on offspring condition. For example, on the short-term, exposure to lower incubation temperature can prolong embryonic development (Hepp et al. 2006; Olson et al. 2006; Nord and Nilsson 2011), lower hatching success (Hepp et al. 2006), and reduce nestling mass (Pérez et al. 2008; Ben-Ezra and Burness 2017). Similarly, low incubation temperature was shown to reduce nestling survival (Hepp and Kennamer 2012; Berntsen and Bech 2016; but see Nord and Nilsson 2016) and to reduce adult



body mass (Ben-Ezra and Burness 2017). Incubation behaviour can also affect the duration of the incubation period, which can be important for timing nestlings' food requirements with optimal resource availability (Visser et al. 2006; Durant et al. 2007; Tomás 2015). Also, by reducing potential exposure of eggs to predators, faster embryonic development can be advantageous in environments with high predation risk (Conway and Martin 2000a). The incubation period thus represents a key developmental stage with potential evolutionary consequences.

Incubation behaviour, however, is costly (Tinbergen and Williams 2002; Nord and Williams 2015) and involves important energy expenditures. Nestling provisioning was previously assumed to be the most energetically costly and thus the limiting phase in avian reproduction (Monaghan and Nager 1997). However, a review by Nord and Williams (2015) suggested that field metabolic rate of parents during incubation and nestling provisioning are often similar. Because each phase of avian reproduction is energetically demanding, parental allocation is adjusted to a strict energetic budget. Consequently, energetic disturbances during incubation may not always be compensated and can result in trade-offs between embryo's maintenance and self-maintenance (Londoño et al. 2008; Ardia et al. 2009; Nord et al. 2010). Elevated incubation demand can entail allocation in nestling provisioning, reduce the probability of a second brood attempt or reduce adult survival (Heaney and Monaghan 1996; de Heij et al. 2006; Nilsson et al. 2008). In an experiment conducted on Tree swallows (*Tachycineta bicolor*), Ardia and Clotfelter (2007) partially clipped flight feathers off some individuals to reduce their flight efficiency thus reducing their foraging efficiency (Nooker et al. 2005). Females with clipped feathers spent less time incubating and showed a reduced mean clutch temperature, suggesting they were not able to compensate for the extra cost of reduced flight efficiency. Other studies have shown that incubation capacities can be constrained in part by resources availability: individuals with easier access to food resources allocate more effort toward embryo maintenance (Londoño et al. 2008; Amininasab et al. 2016). Understanding the determinants of incubation behaviour is thus a non-trivial task, as it is influenced by the

capacity of parents to incubate and forage (Ardia and Clotfelter 2007) and by the thermal requirements of embryos (Ono et al. 1994; Cooper and Voss 2013). These components are in turn influenced by environmental (Conway and Martin 2000a; Londoño et al. 2008; Basso and Richner 2015; Coe et al. 2015; Clauser and McRae 2017) and individual (Yerkes 1998; Ardia and Clotfelter 2007; Nord and Nilsson 2012) factors.

During incubation, parents must expose their embryos to a range of temperatures suitable for embryonic development. However, incubation is a dynamic process because thermic properties and requirements of the embryos change as they develop (Webb 1987; Cooper and Voss 2013). As they age, embryos become less tolerant to sub-optimal incubation conditions (Ono et al. 1994). This thermal constraint may cause a shift in the costs and benefits balance of leaving eggs unattended. During periods when embryos are more vulnerable to adverse conditions, benefits of extended foraging trips for parents may be outweighed by costs of embryo development disturbance. In small passerine birds, for example, parents seem to adjust their behaviour accordingly, by leaving eggs unattended for shorter periods as hatching approaches (Cooper and Voss 2013). Other variables such as environmental factors can also have an impact on incubation behaviour. Since one of the main purposes of incubation is to provide suitable thermal conditions for embryonic development (Deeming 2002), some studies investigate how ambient temperature can modulate incubation behaviour (Conway and Martin 2000b; Walters et al. 2016). When ambient temperature is far below the optimal incubation temperature, parental thermic energy output needs to be higher to sustain proper embryonic development (Vleck 1981; Haftorn and Reinertsen 1985). Both experimental (Bryan and Bryant 1999; Ardia et al. 2009, 2010; Nord et al. 2010; Vedder 2012) and observational (Coe et al. 2015; Amininasab et al. 2016) studies have shown that incubating parents tend to allocate more resources in embryo's maintenance under warmer ambient temperatures (but see Londoño et al. 2008) by sustaining higher clutch temperature or spending more time incubating. A similar reasoning can be applied for food availability, as a parent's capacity to incubate can be improved by easy access to resources (e.g. Pearse et al. 2004; Londoño et al.

2008). Other environmental factors such as rain can also have an effect on incubation behaviour. In Tree swallow, for example, Coe et al. (2015) have observed that during rainy days, females left the nest less often.

Here we use a large data set of marked individuals monitored in a natural setting over 7 years to investigate how individual and environmental factors modulates incubation behaviour in female Tree swallow. In this species, only the female incubates with no direct help from the male (Leffelaar and Robertson 1984). Considering the dynamic nature of embryo thermal properties, we also assessed how the relationships between incubation behaviour and environmental factors (temperature, rain, landscape composition) changed as embryo aged. Finally, we assessed short-term fitness consequences of incubation behaviour by evaluating its effect on hatching success. We predicted that incubation behaviour should be influenced by the parent's capacity to incubate and by the embryo's thermic requirements. More specifically, higher ambient temperatures should improve the parent's incubation capacity. A female should thus spend more time incubating when facing these environmental conditions. We also predicted that a female would spend more time incubating, with more frequent and shorter off-bouts as embryos approached hatching to meet their thermic energy requirements.

## 2.3 Methods

### 2.3.1 Data collection

Our study was conducted on a Tree swallow population nesting in Southern Québec, Canada. A network of 100 nest-boxes distributed among 10 different farms (10 nest-boxes per farms) was installed in 2004 and monitored every breeding season. The farms are distributed at both extremes of an agricultural intensification gradient ranging from extensive agricultural

landscapes (East), which are characterized by dairy and small-scale farms, to intensive agricultural landscapes (West), where large-scale farms with high inputs of pesticides and fertilizers are found (Jobin et al. 2005). A previous study in this system showed that aerial insect availability and biomass are lesser in intensive agricultural landscapes during the food provisioning period (Rioux-Paquette, 2013). This study system is a subset of a 400 nest-box network (See Ghilain and Bélisle (2008) further details on the study system). Nest-box occupancy rate by Tree swallows in these areas tends to be higher for farms in extensive agricultural landscapes (Ghilain and Bélisle 2008). For this reason, 6 of the 10 farms selected were in intensive agricultural landscapes while the remaining 4 were in extensive agricultural landscapes. During the pre-laying period, nest-boxes were visited every 4 days and were thereafter visited every second days to collect information on laying, clutch completion and hatching dates. Incubation behaviour was monitored for 195 nests between 2010 and 2016.

Ambient temperatures (°C) were obtained from automated data loggers (iButton, DS1922, Maxim integrated™) placed underneath a nest-box on each farm. Those devices were installed in spring before bird's arrival and were set to record temperature every hour. Daily rainfall data (mm) were obtained from nearest Environment's Canada meteorological stations (<http://meteo.gc.ca/>). The distance between the focal farms and their corresponding weather station ranged from 4.8 to 18.2 km (average = 10.84 km). When data were missing from the nearest meteorological station, data were obtained from the second nearest weather station which never exceeded 25 km.

To monitor incubation behaviour, automated temperature data loggers (as above) were placed directly in the nest cups on the day that the 3rd or 4th egg was laid. Those devices were set to record temperature every 2 minutes at a  $\pm 0.5$  °C resolution. These settings allow for a monitoring period of approximately 11 days. Data loggers were thus replaced after 8 to 10 days of monitoring. Most clutches need only one data logger changeover as mean incubation

period is approximately 14 days and ranges from 9 to 18 days in Tree swallows (Ardia et al. 2006a; Coe et al. 2015). Data loggers were retrieved at hatching, as females tend to eject the device out of the nest during the nestling provisioning period.

Incubation behaviour was inferred from the data collected with the automated data loggers. A function programmed in the R environment (R Core Team 2017) was then used to detect the incubation bouts. When temperature rose by at least 1.4°C, the female was considered to start an incubation bout. An incubation bout was considered terminated when temperature dropped by at least 1°C. Minimum bout duration was set at 4 minutes. These settings are similar to what was previously used in other Tree swallows studies (Ardia et al. 2010; Coe et al. 2015) and were validated with 14 hours of focal observations (figure S2.1). We analysed incubation during daytime, between sunrise and sunset. The function used for this data processing allows disrupted time series to be analysed, thus data recorded before sunrise or after sunset were removed prior to the processing with the function. The incubation patterns were visually inspected to ensure the global quality of the incubation bout detection (Cooper and Mills 2005; Smith et al. 2015). It was not possible to record data blind because our study involved focal animals in the field.

We used the nest temperature patterns to obtain three components that characterize incubation behaviours. We first calculated the daily proportion of time spent incubating for a given time period. The second component was the off-bout frequency: for a given time period, we assessed the total number of events during which a female had left the nest. Finally, mean off-bout duration was calculated as the mean duration of events during which a female was inferred not to be in the nest incubating her eggs. Data were summarized on a daily basis.

## 2.3.2 Statistical analyses

### 2.3.2.1 Incubation behaviour

Females start incubation progressively during the egg laying period and steady incubation starts around the clutch completion date (Fig. S2.2). Clutch completion date was considered as incubation day 0. Because farms were visited every second day, this date was backtracked by one day if only one egg was laid since the previous visit. Passerines birds lay one egg per day most of the time and skipping days rarely occurs later during the laying sequence (Nilsson and Svensson 1993). Clutches were analysed from day 1 of incubation until the day before hatching. Again, because nest-boxes were visited every second day, hatching date was backtracked by one day if all nestling had hatched at the date of nest-box visitation.

A mixed effects model was fitted for each incubation behaviour studied (proportion of time spent incubating, off-bout frequency and mean off-bout duration). All three models had the same initial fixed and random effects structure. Incubation day was included in the models to evaluate change in behaviour until hatching. For each day of incubation, mean daytime temperature and total rainfall were calculated and included in the models. Agricultural context was considered as a binary factor (low level of intensive culture /high level of intensive cultures). Relative clutch completion dates were included in the models to differentiate early breeders from late breeders. More precisely, for each year, the date that the first egg was laid in the whole study system (400 nest-box) was determined and used as the reference date. For each individual in a given year, the number of days between this reference date and their clutch completion date was calculated. Clutch size, female's age and mass corrected for dates and times of capture (see Rioux Paquette et al., 2014) were included to account for individual differences. Age class of the female (second year and after second year) was determined by feather coloration (Hussell, 1983). Interactions between incubation day and ambient

temperature, and between incubation day and rainfall were tested. In order to interpret the effects of incubation day and to compare the pattern our results to previous work (e.g. Legagneux et al. 2011; Cooper and Voss 2013), models were also tested without these interaction terms.

Clutch identity, farm and year were fitted in models as random effects to account for non-independence of data (Bolker et al. 2009; Zuur et al. 2009). Clutches that failed to hatch at least one egg ( $N = 22$ ) were removed from the first dataset used for analysing the incubation behaviours and resulted in a data set containing 195 different clutches. Different error distribution structures were used for the different incubation behaviours. Proportion of time spent incubating was fitted using a generalized mixed effects model with a binomial error distribution and logit link function. A Poisson error distribution and a log link function were used for fitting off-bout count. Day length was added as a fixed effect to this model to control for day length variation during the season. Also, an observation-level random effect was also added in this model to account for overdispersion (Harrison 2015). Finally, a Gaussian error distribution was used to assess the effects of individual and environmental factors on mean off-bout duration.

#### 2.3.2.2 Hatching success

The effect of incubation behaviour on hatching success was assessed in two ways. First, hatching success was considered as a binary outcome: females that failed to hatch any egg were compared to those that were able to hatch at least one egg. In a second analysis, hatching success was compared among females that hatched at least one egg by assessing the proportion of egg hatching within their clutches. These two models were built with the same fixed and random effect structure (see below). Because of collinearity between off-bout count and mean off-bout duration ( $r = -0.58$ ,  $P < 0.001$ ), only proportion of time spent incubating

and off-bout count were fitted into these models. Since not all clutches had a complete survey between clutch completion date and hatching dates, only the clutches with at least 4 days of monitoring were kept for these analyses ( $N = 174$ ). This resulted in a dataset with 152 clutches that successfully hatched at least one egg and 22 clutches with failure. These models also controlled for relative clutch completion date, clutch size, corrected mass and agricultural context. Mean temperature and total rainfall were calculated for the days for which incubation data were available. Interactions of incubation behaviours with mean ambient temperature and mean rainfall were also included in the models.

All statistical analyses were performed in the R statistical environment version 3.3.4 (R Core Team 2017) with the package lme4 (Bates et al. 2015). Final models were obtained with a backward variable selection according to their P-value ( $\alpha = 0.05$ ) (Zuur et al. 2009). After each variable deletion, models were compared with a log-likelihood ratio test. Random effect structures were also compared with log-likelihood ratio tests (Crawley 2007). For the model using a Gaussian error distribution, degree of freedom (Satterthwaite's approximation) and P-values were calculated using the lmerTest package (Kuznetsova et al. 2016). All explanatory variables were standardized (zero mean, unit variance)

## 2.4 Results

### 2.4.1 Incubation behaviour

Embryos age had an effect on the dynamics of females' incubation behaviour. Although the proportion of time spent incubating remained stable as embryos aged ( $\beta = 0.02$ ,  $SE = 0.09$ ,  $P = 0.144$ , Fig. 2.1A), females did leave the nest more often ( $\beta = 0.07$ ,  $SE = 0.01$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 2.1B) but their off-bout periods were shorter ( $\beta = -0.09$ ,  $SE = 0.01$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 2.1C) as



embryos approached hatching. Incubation behaviours were mostly influenced by environmental factors. Rain was associated with a larger proportion of time spent incubating, less frequent and shorter off-bouts (Table 2.1). Mean daily temperature had a non-linear effect on all incubation behaviours studied. At very low temperature, female spent less time incubating, took more frequent and longer incubation off bouts. At intermediate temperature, the models predicted higher proportion of time spent incubating and off-bout frequency while mean off-bout duration stabilized (Fig 2.2). Incubation behaviour of females nesting in extensive agricultural environments did not differ from the one in intensive agricultural context (Table 2.1). The interaction term between ambient temperature and incubation day revealed that ambient temperature effects were more important during early developmental stage (Fig 2.3).

Clutch size was the only individual factor retained in the final models for proportion of time spent incubating and for daily off-bout frequency. Females laying larger clutches spent more time incubating ( $\beta = 0.07$ ,  $SE = 0.03$ ,  $P = 0.005$ ) and left the nest less often ( $\beta = -0.09$ ,  $SE = 0.02$ ,  $P < 0.001$ ). Age, corrected mass and relative clutch completion date did not have significant effect on any behavioural components of incubation (Table 1).

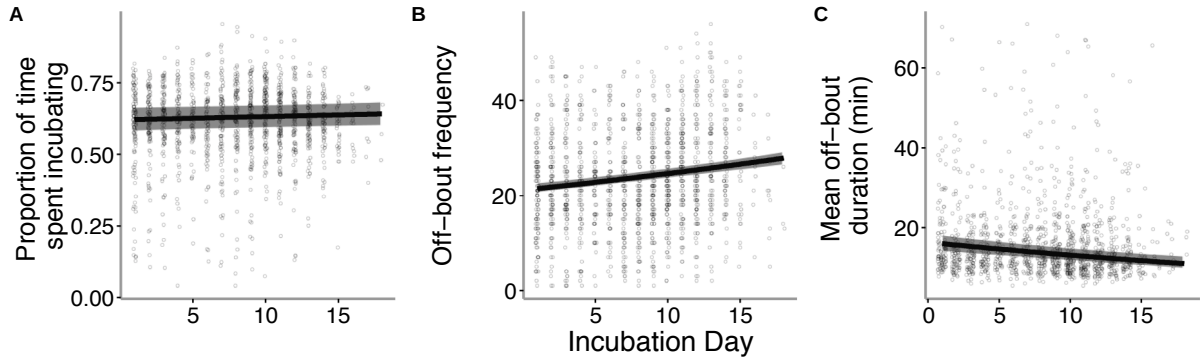


Figure 2.1 Relationships between incubation day and daily A) proportion of time spent incubating, B) off-bout frequency and C) mean off-bout duration for 195 Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada, between 2010 and 2016. Predictions were obtained from the models in Table 2.1 but excluding the interaction between incubation day and ambient temperature (See table S2.1). Incubation day 0 is the day when the last egg for a given clutch was laid. For illustrative purpose, the top 5% of raw data in panel C) were omitted to show predicted relationship. Running the model without these data yielded similar values ( $\beta = -0.06$ ,  $SE = 0.01$ ,  $P < 0.001$ ).

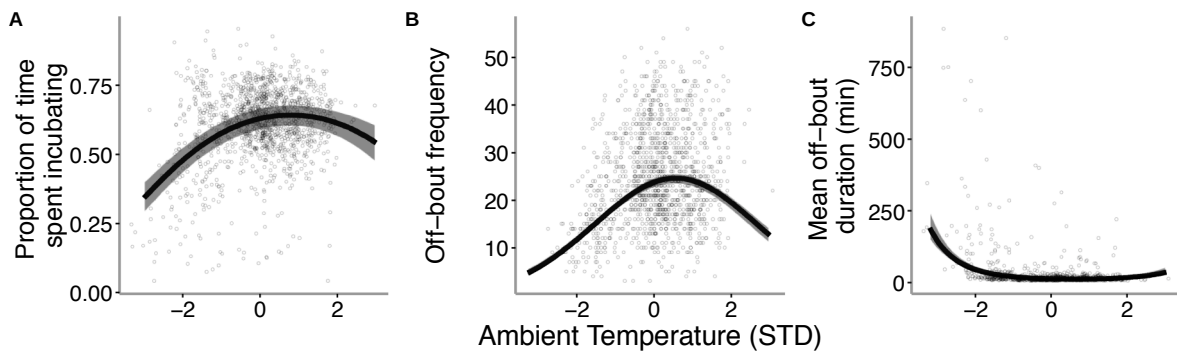


Figure 2.2 Relationships between mean daytime ambient temperature and daily A) proportion of time spent incubating, B) off-bout frequency and C) mean off-bout duration for 195 Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada, between 2010 and 2016 as predicted by statistical models in Table 2.1. Predictions were obtained from the models in presented Table 2.1 but excluding the interaction between incubation day and ambient temperature (See table S2.1). (Mean Ambient temperature = 19.25 °C, SD = 4.9 °C)

### S2.3

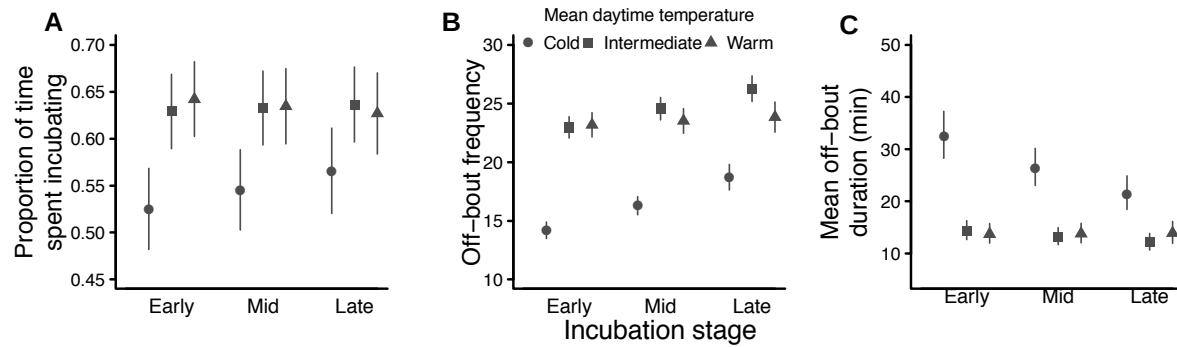


Figure 2.3 The effect of temperature on incubation behaviours are greater during the early stage of incubation. Predictions of the daily A) proportion of time spent incubating, B) off-bout frequency and C) mean off-bout duration were obtained from the models presented in Table 2.1 and the data set contained 195 Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada, between 2010 and 2016. For illustrative purpose, cold (circles), mid (squares) and warm (triangles) temperatures were set as the 10th, 50th and 90th percentiles respectively. Early, mid and late incubation stages were set as incubation day 3, 8 and 13 respectively.

Table 2.1 Predictor variables for three incubation behaviours in Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada, between 2010 and 2016. Variables kept in the final models are in bold. Clutch identity was included in every model as a random effect. Year was also included as a random effect in models for the proportion of time spent incubating and mean off-bout duration. Estimates, standard errors and P-values reported have been estimated using mixed effects models including clutch identity, farm and year as random effects. All response variables were centered and scaled by their standard deviation. R<sup>2</sup> were calculated using Nakagawa and Schielzeth (2013) method.

	Proportion of time spent incubating		Off-bout count		Mean off-bout duration	
Predictors	Estimate (SE)	P Value	Estimate (SE)	P Value	Estimate (SE)	P Value
Intercept	<b>0.53 (0.09)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>3.16 (0.02)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>2.63 (0.06)</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Incubation Day	0.02 (0.01)	0.144	<b>0.07 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>-0.09 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Clutch Size	<b>0.07 (0.03)</b>	<b>0.005</b>	<b>-0.09 (0.02)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	0.04 (0.02)	0.123
Ambient T°	<b>0.13 (0.02)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.13 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>-0.23 (0.02)</b>	<b>&lt; 0.001</b>
(Ambient T°)^2	<b>-0.09 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>-0.11 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.18 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Precipitation	<b>0.04 (0.01)</b>	<b>0.005</b>	<b>-0.04 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	0.02 (0.02)	0.154
Clutch Completion Date	-0.01 (0.03)	0.771	0.03 (0.02)	0.122	-0.02 (0.03)	0.480
Intensive agriculture (high) <sup>1</sup>	0.06 (0.06)	0.293	-0.72 (0.04)	0.069	0.02 (0.05)	0.689
Age (SY)	-0.15 (0.08)	0.054	0.04 (0.06)	0.510	0.02 (0.07)	0.779
Mass	0.02 (0.03)	0.482	0.02 (0.02)	0.303	-0.04 (0.02)	0.126
Ambient T°* Incubation Day <sup>2</sup>	<b>-0.04 (0.01)</b>	<b>0.022</b>	<b>0.05 (0.01)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.08 (0.02)</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Precipitation* Incubation Day <sup>2</sup>	0.00 (0.01)	0.785	0.00 (0.01)	0.580	-0.01 (0.02)	0.428

Marginal R <sup>2</sup>	0.013	0.430	0.322
Conditional R <sup>2</sup>	0.048	0.609	0.478

<sup>1</sup>Agricultural context was considered as a binary factor; low level of intensive culture and high level of intensive culture. <sup>2</sup>Interaction between variables are indicated by the \* symbol.

#### 2.4.2 Hatching success

Female that failed to hatch any eggs had different incubation behaviour than those that hatched at least one egg. Successful females spent more time incubating ( $\beta = 2.37$ ,  $SE = 0.56$ ,  $P < 0.001$ , Fig. 2.4A). When considered in an interaction with temperature, off-bout count had a significant effect on hatching success probability ( $\beta = -0.57$ ,  $SE = 0.24$ ,  $P = 0.017$ ). That is, females were more likely to hatch at least one egg if they left the nest more often but this effect eased off if mean ambient temperature during the incubation period was higher. When clutches that failed to hatch at least one egg were removed and proportion of egg hatching within clutches was considered, the only incubation behaviour retained in the final model was the proportion of time spent incubating. More specifically, females that spent more time incubating were able to hatch more eggs ( $\beta = 0.37$ ,  $SE = 0.16$ ,  $P = 0.023$ , Fig. 2.4B). Larger clutches resulted in a smaller hatching proportion ( $\beta = -0.29$ ,  $SE = 0.10$ ,  $P = 0.004$ ).

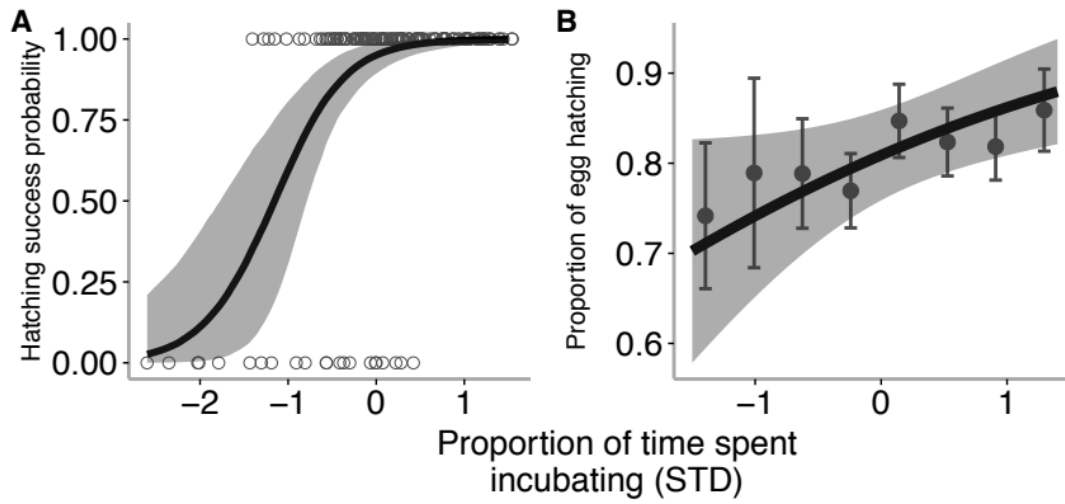


Figure 2.4 The effect of proportion of time spent incubating on hatching success probability (A; mean proportion of time spent incubating = 0.60; SD = 0.09; N = 174) and on proportion of egg hatching (B; mean proportion of time spent incubating = 0.62; SD = 0.07; N = 152) for Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada, between 2010 and 2016. Predictions were obtained from the models presented in Table 2.2.

Table 2.2 Effect of incubation behaviour, individual characteristics and environmental factors on hatching success probability (N = 174) and proportion of egg hatching (N = 152) for Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada, between 2010 and 2016. Variables kept in the final models are in bold. The hatching success probability model was fitted with farm identity as a random effect. The proportion of egg hatching model was fitted with farm identity and year as a random effects. All response variables were centered and scaled by their standard deviation. R2 were calculated using Nakagawa and Schielzeth (2013) method.

Predictors	Hatching success probability		Proportion of egg hatching	
	Estimate (SE)	P Value	Estimate (SE)	P Value
Intercept	<b>2.72 (0.49)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>1.14 (0.17)</b>	<b>&lt; 0.001</b>
Clutch size	0.22 (0.38)	0.552	<b>-0.29 (0.10)</b>	<b>0.004</b>
Proportion of time spent incubating	<b>2.37 (0.56)</b>	<b>&lt; 0.001</b>	<b>0.37 (0.16)</b>	<b>0.023</b>
Off-bout frequency	<b>0.65 (0.35)</b>	<b>0.06</b>	0.18 (0.12)	0.121
Ambient temperature	<b>-0.97 (0.37)</b>	<b>0.007</b>	0.08 (0.13)	0.599
Mass	-0.06 (0.38)	0.885	0.03 (0.10)	0.796
Precipitation	-0.30 (0.34)	0.384	0.08 (0.11)	0.491
Intensive agriculture (high) <sup>1</sup>	1.12 (0.87)	0.196	-0.19 (0.26)	0.457
Clutch completion date	0.93 (0.53)	0.076	0.08 (0.12)	0.490
Proportion of time spent incubating * Ambient Temperature <sup>2</sup>	-0.39 (0.48)	0.409	0.05 (0.17)	0.748
Off-bout frequency * Ambient Temperature <sup>2</sup>	<b>-0.57 (0.24)</b>	<b>0.017</b>	0.03 (0.13)	0.795
Marginal R <sup>2</sup>	0.166		0.029	
Conditional R <sup>2</sup>	0.167		0.035	

<sup>1</sup>Agricultural context was considered as a binary factor; low level of intensive culture and high level of intensive culture. <sup>2</sup> Interaction between variables are indicated by the \* symbol.



## 2.5 Discussion

We showed that incubation behaviour was influenced by both embryo's age and environmental factors while individual's characteristics had limited effects on incubation behaviours. Female behaviours changed as embryos aged, potentially coupling changes in embryo thermoregulatory properties (Cooper and Voss 2013). Ambient temperature also had a non-linear effect on the dynamic of females' incubation behaviours. More importantly, there was an interaction between embryos' age and ambient temperature; temperature effects were stronger during the early stages of egg development. We also found that individual variation in incubation behaviour had an impact on hatching success, which has rarely been observed under natural conditions, especially for small passerines.

### 2.5.1 Incubation behaviour

While the daily proportion of time spent incubating remained constant during the embryonic development, the daily off-bout frequency and means duration were highly dynamic. Females left the nest more often but compensated by leaving for shorter periods during the later stages of incubation. Similarly to our results, in black-capped chickadee (*Poecile atricapillus*), Cooper and Voss (2013) observed that females adjusted their incubation behaviour by leaving their nest for shorter but more frequent bouts, as egg cooled faster when embryos approached hatching. Similarly, during the latter stage of incubation of pied flycatchers (*Ficedula hypoleuca*) off-bouts were shorter and females maintained higher clutch temperatures, while proportion of time spent incubating remained constant throughout the incubation period (Nord and Nilsson 2012). The pattern observed in these passerine species differs from the one observed in waterfowl species in which the proportion of time spent incubating changes during the incubation period (Legagneux et al. 2011). As opposed to small passerine species, waterfowl are precocial species and nestlings are born feathered and with self-

thermoregulatory capacities (Whittow and Tazawa 1991; Starck and Ricklefs 1998). It is thus likely that embryos from these species can withstand larger temperature fluctuations in their latter developmental stages (Tazawa and Nakagawa 1985). In precocial species, the incubation capacity of parents may be more important than the thermal requirements of embryos for dictating later stages of incubation behaviour, whereas the opposite may occur in altricial species.

Food supplementation studies in passerine birds (Pearse et al. 2004; Londoño et al. 2008) have shown that easy access to resources enable them to increase the proportion of time spent incubating. Because of their small size and incapacity to store large amount of lipids, Tree swallows are likely to be income breeders and immediate resources availability is expected to be more important than adults' energetic reserve (Stephens et al. 2009). Female mass did not have any effect on the incubation behaviours studied. We did not observed any effect of the agricultural landscape either. Although, in this study system, insect availability and biomass tends to be higher in extensive agricultural landscapes, these differences are mainly observed later in the season when incubation is over (Rioux Paquette et al. 2013). Similar parental allocation could nonetheless be observed in environments of different qualities due to parental compensation (e.g. Pigeon et al. 2013). However, experimental studies in this species have shown that parents do not compensate when facing adverse incubation conditions (Ardia and Clotfelter 2007; Ardia et al. 2010).

Females were also observed to change their incubation behaviour according to meteorological conditions. Ambient temperature had an important nonlinear effect on incubation behaviour and most of the effect can be attributed to unusually cold days. Between cold and intermediate mean daytime ambient temperature, positive relationships were observed with proportion of time spent incubating and off-bout frequency while mean off-bout duration showed a negative relationship. Those trends stabilized after intermediate ambient temperatures when ambient

temperature is probably within the female's thermo neutral zone. During cold days, females may not be able to compensate completely for the elevated cost of incubation and the cost of self-thermoregulation (Bryan and Bryant 1999). In our system, females can experience very cold temperatures (minimum mean daytime temperature = 3.2°C) and, in such conditions, they tend to leave their nest unattended for extended periods, and come back to incubate for few bouts during the day. This resulted in a smaller proportion of daytime spent incubating. It is assumed that the main activity during off-bout is foraging (Deeming 2002), although this assumption has rarely been explicitly tested and requires further investigation. During rainy days, female left the nest less often, which resulted in a larger proportion of time spent incubating. In this system, precipitation is not associated with Diptera (main food resources of Tree swallows; Bellavance et al. (in press) availability (Rioux Paquette et al. 2013). Rain could however reduce flying efficiency and increase thermoregulatory costs, thus rendering foraging trips less profitable. Studying incubation behaviours at a finer temporal scale rather than on a daily basis could reveal how Tree swallows react during and after rain episodes.

Conway and Martin (2000b) have developed and empirically tested a model for uniparental incubating species. Contrary to our findings, they showed that female orange-crowned warblers (*Vermivora celata*) took shorter off-bouts of incubation as ambient temperature decreased. This behaviour prevents eggs from cooling below conditions suitable for embryonic development and reduces the frequency of rewarming bouts, which are energetically costly (Biebach 1986). These contrasting results may be explained by differences in the ecology of the two species. Indeed, Orange-crowned warblers are ground nesting birds, whereas Tree swallows are cavity nesters and may benefit from greater weather protection. Coe et al. (2015) also observed longer but more frequent off-bout with decreasing mean daily ambient temperature in Tree swallows. Thus, this species may still allow its eggs to cool to sub-optimal temperature, as off-bouts tend to be longer in cold ambient temperature. Even though, all females in this analysis were able to hatch at least one egg (females that failed to hatch at least one egg were only considered in the hatching probability analysis), it is possible

that long exposures to cold temperatures could compromise nestling growth efficiency (Hepp et al. 2006; Olson et al. 2006; Nilsson et al. 2008) or have other detrimental consequences such as long-term survival (Berntsen and Bech 2016). Off-bouts of extended duration are more common than previously thought (Bueno-Enciso et al. 2017) and embryos may have some physiological mechanisms to face these extended exposures to ambient temperature (Du and Shine 2015). Most studies on avian embryonic thermal tolerance were done on domestic species intended for commercial use or on species larger than passerines (Webb 1987) where parents may be able to continue incubation during unusually cold temperatures. Future studies focusing on these rare events may provide new and insightful knowledge, especially in a period of rapid climate change and instability (Beniston and Stephenson 2004; Coumou and Rahmstorf 2012, Winkler et al., 2013). The embryo's age-specific thermo tolerance (Webb 1987) could explain the interaction between ambient temperature and incubation day observed in our results. During early incubation, ambient temperature had greater effects on the proportion of time spent incubating, off-bout frequency and mean-off bout durations. During the early stages of incubation, female behaviour could be dictated in most part by her self-maintenance rather than her embryos' thermic requirements. Later, because embryos are more vulnerable to exposures to sub-optimal temperatures, females may adopt a more strict incubation regime.

Clutch size was the only individual factor associated with incubation behaviour. Females that incubated larger clutches spent more time incubating and left the nest less often. A larger clutch is more costly to incubate (Thomson et al. 1998) and laying more eggs may involve some aspect of resource acquisition that affects both clutch size and incubation capacities. Some females may have easier access resources, which in turn could influence both clutch size (Martin 1987; Winkler et al. 2014) and incubation capacity (Pearse et al. 2004; Londoño et al. 2008; Wilson et al. 2017). Experimental clutch manipulation studies showed that enlarged clutches require a greater heat output from the parents although this rarely translates into higher energy expenditure during the incubation period (Nord and Williams 2015). On the

other hand, when exposed to ambient temperature, larger clutches cool at a slower rate, which may reduce the cost of rewarming the eggs (Nord and Nilsson 2012) and compensate in part for the elevated heat output required when sitting on the eggs.

### 2.5.2 Hatching success

Hatching success covaried with incubation behaviour, with females that successfully hatched at least one egg spending more time incubating than those that failed to do so. It is likely that eggs that are left unattended more often have a lower probability of hatching (Hepp et al. 2006; Olson et al. 2006). However, failure to hatch any eggs is likely to result from nest desertion and leaving eggs unattended more often may not be the proximate cause of nest failure. Females that are more likely to abandon their clutch may also allocate less parental care (Stearns 1992). Our results suggest that the characteristics of the incubation bouts are important for females that incubate a clutch in colder weather. Females that incubated with many off-bouts despite cold temperature were more likely to hatch at least one egg. Although we were not able to simultaneously test off-bout frequency and duration in the hatching success models, leaving the nest more frequently for presumably shorter period may provide more suitable incubation conditions during cold days by preventing egg temperature to drop below harmful values (Conway and Martin 2000b; Cooper and Voss 2013).

When considering hatching success among females that were able to hatch at least one egg, individual variation in incubation behaviour was also shown to have a potential effect on fitness. Only the proportion of time spent incubating and clutch size were retained in the final model as predictor variable for proportion of egg hatching. Females that spent more time incubating had a larger proportion of egg hatching, regardless of off-bout frequency. Eggs may be able to withstand exposure to ambient temperature (Bueno-Enciso et al. 2017) while still requiring a minimum amount of thermal energy to successfully hatch.

## 2.6 Conclusion

Our results show that incubation behaviour in Tree swallows varied mostly with environmental factors. Ambient temperature had strong non-linear effects on the three incubation behaviours studied, and were most notable during the early stages of embryonic development. Migratory species living in temperate climate are likely to face the challenge to cope with rapid climate change (Carey 2009) and incubation may be a key behavioural trait to face those changes (Tomás 2015). We also showed that breeding success could be in part limited by incubation as females that spent more time incubating had a larger proportion of egg hatching. Incubation in this species thus represents an important breeding phase, as it is susceptible to meteorological conditions and can lead direct short-term consequences on individual fitness.

## 2.7 Acknowledgments

We thank all the graduate students and field assistants that took part in the data collection. We also thank Julien Martin and Gabriel Pigeon for their participation in the development of the computer functions for data analysis and Audrey Bourret for statistical analysis. We are grateful to the farm owners for their collaboration for land access. This study was supported by funding from the Natural Sciences and Engineering Research Council of Canada (NSERC) and the Fonds de Recherche du Québec - Nature et Technologies (FRQNT).

## 2.8 References

Amininasab SM, Kingma SA, Birker M, et al (2016) The effect of ambient temperature,

- habitat quality and individual age on incubation behaviour and incubation feeding in a socially monogamous songbird. *Behav Ecol Sociobiol* 70:1591-1600.
- Ardia DR, Clotfelter ED (2007) Individual quality and age affect responses to an energetic constraint in a cavity-nesting bird. *Behav Ecol* 18:259-266.
- Ardia DR, Cooper CB, Dhondt AA (2006a) Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter Incubation periods and greater hatching asynchrony in tree swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *J Avian Biol* 37:137-142.
- Ardia DR, Pérez JH, Chad EK, et al (2009) Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *J Anim Ecol* 78:4-13.
- Ardia DR, Pérez JH, Clotfelter ED (2010) Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. *Proc R Soc B* 277:1881-1888.
- Ardia DR, Wasson MF, Winkler DW (2006b) Individual quality and food availability determine yolk and egg mass and egg composition in tree swallows *Tachycineta bicolor*. *J Avian Biol* 37:252-259.
- Basso A, Richner H (2015) Predator-specific effects on incubation behaviour and offspring growth in great tits. *PLoS One* 10:1-17.
- Bates D, Maechler M, Bolker B, Walker S (2015) Fitting linear mixed-effects models using lme4. *J Stat Softw* 67:1-48.
- Bellavance V, Bélisle M, Savage J, Pelletier F, Garant D (in press) Influence of agricultural intensification on prey availability and nestling diet in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can J Zool*.
- Beckerman A, Benton TG, Ranta E, et al (2002) Population dynamic consequences of delayed

- life-history effects. Trends Ecol Evol 17:263-269.
- Ben-Ezra N, Burness G (2017) Constant and cycling incubation temperatures have long-term effects on the morphology and metabolic rate of Japanese quail. Physiol Biochem Zool 90:96-105.
- Beniston M, Stephenson DB (2004) Extreme climatic events and their evolution under changing climatic conditions. Glob Planet Change 44:1-9.
- Berntsen HH, Bech C (2016) Incubation temperature influences survival in a small passerine bird. J Avian Biol 47:141-145.
- Biebach H (1986) Energetics of rewarming a clutch in starlings (*Sturnus vulgaris*). Physiol Zool 59:69-75.
- Bolker BM, Brooks ME, Clark CJ, et al (2009) Generalized linear mixed models: a practical guide for ecology and evolution. Trends Ecol Evol 24:127-135.
- Bryan SM, Bryant DM (1999) Heating nest-boxes reveals an energetic constraint on incubation behaviour in great tits, *Parus major*. Phil Trans R Soc B 266:157-162.
- Bueno-Enciso J, Barrientos R, Ferrer ES, Sanz JJ (2017) Do extended incubation recesses carry fitness costs in two cavity-nesting birds? J F Ornithol 88:146-155.
- Carey C (2009) The impacts of climate change on the annual cycles of birds. Phil Trans R Soc B 364:3321-3330.
- Clauser AJ, McRae SB (2017) Plasticity in incubation behavior and shading by king rails *Rallus elegans* in response to temperature. J Avian Biol 48:479-488.
- Cockburn A (2006) Prevalence of different modes of parental care in birds. Proc R Soc B 273:1375-1383.



- Coe BH, Beck ML, Chin SY, et al (2015) Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. *J Avian Biol* 46:385-394.
- Conway CJ, Martin TE (2000a) Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution* (N Y) 54:670-685.
- Conway CJ, Martin TE (2000b) Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav Ecol* 11:178-188.
- Cooper CB, Mills H (2005) New software for quantifying incubation behavior from time-series recordings (Nuevo programa de computadora para cuantificar la conducta de incubación mediante grabaciones en serie). *J F Ornithol* 76:352-356.
- Cooper CB, Voss MA (2013) Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. *PLoS One* 8:1-6.
- Coumou D, Rahmstorf S (2012) A decade of weather extremes. *Nat Clim Chang* 2:1-6.
- Crawley MJ (2007) *The R Book*. Wiley, West Sussex, West Sussex
- de Heij ME, van den Hout PJ, Tinbergen JM (2006) Fitness cost of incubation in great tits (*Parus major*) is related to clutch size. *Proc R Soc B* 273:2353-2361.
- Deeming DC (2002) *Avian Incubation*, 1<sup>re</sup> edn. Oxford University Press, Oxford, UK
- Du WG, Shine R (2015) The behavioural and physiological strategies of bird and reptile embryos in response to unpredictable variation in nest temperature. *Biol Rev* 90:19-30.
- Durant JM, Hjermann D, Ottersen G, Stenseth NC (2007) Climate and the match or mismatch between predator requirements and resource availability. *Clim Res* 33:271-283.
- Ghilain A, Bélisle M (2008) Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecol Appl* 18:1140-1154.

- Grafen A (1988) On the uses of data on lifetime reproductive success. Dans: Clutton-Brock TH (éd) Reproductive success. University of Chicago Press, Chicago, IL, p 454-463
- Haftorn S, Reinertsen RE (1985) The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*). Auk 102:470-478.
- Harrison XA (2015) A comparison of observation-level random effect and beta-binomial models for modelling overdispersion in binomial data in ecology & evolution. PeerJ 3:e1114.
- Heaney V, Monaghan P (1996) Optimal allocation of effort between reproductive phases: the trade-off between incubation costs and subsequent brood rearing capacity. Biol Sci 263:1719-1724.
- Hepp GR, Kennamer RA (2012) Warm is better: incubation temperature influences apparent survival and recruitment of wood ducks (*Aix sponsa*). PLoS One 7:1-6.
- Hepp GR, Kennamer RA, Johnson MH (2006) Maternal effects in wood ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype. Funct Ecol 20:307-314.
- Hussell DJT (1983) Age and plumage color in female Tree swallows. J F Ornithol 54:312-318.
- Kuznetsova A, Per Brockhoff B, Rune Haubo BC (2016) lmerTest: Tests in linear mixed effects models.
- Leffelaar D, Robertson RJ (1984) Do male tree swallows guard their mates? Behav Ecol Sociobiol 16:73-79.
- Legagneux P, Emeriau S, Giraudeau M, et al (2011) Combining field and aviary approaches to monitor incubation in ducks: importance of clutch size, body mass and weather. Bird Study 58:421-434.

- Lindström J (1999) Early development and fitness in birds and mammals. *Trends Ecol Evol* 14:343-348.
- Londoño GA, Levey DJ, Robinson SK (2008) Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Anim Behav* 76:669-677.
- Lummaa V, Clutton-Brock T (2002) Early development, survival and reproduction in humans. *Trends Ecol Evol* 17:141-147.
- Martin TE (1987) Food as a limit on breeding birds: a life-history perspective. *Annu Rev Ecol Syst* 18:453-487.
- Monaghan P (2008) Early growth conditions, phenotypic development and environmental change. *Phil Trans R Soc B* 363:1635-45.
- Monaghan P, Nager RG (1997) Why don't birds lay more eggs? *Trends Ecol Evol* 12:270-274.
- Nakagawa S, Schielzeth H (2013) A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4:133-142.
- Nilsson J-Å, Svensson E (1993) The frequency and timing of laying gaps. *Ornis Scand* 24:121-126.
- Nilsson JF, Stjernman M, Nilsson J-Å (2008) Experimental reduction of incubation temperature affects both nestling and adult blue tits *Cyanistes caeruleus*. *J Avian Biol* 39:553-559.
- Nooker JK, Dunn PO, Whittingham LA (2005) Effects of food abundance, weather, and female condition on reproduction in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 122:1225-1238.
- Nord A, Nilsson J-Å (2011) Incubation temperature affects growth and energy metabolism in

- blue tit nestlings. *Am Nat* 178:639-651.
- Nord A, Nilsson J-Å (2016) Long-term consequences of high incubation temperature in a wild bird population. *Biol Lett* 12:6-9.
- Nord A, Nilsson J-Å (2012) Context-dependent costs of incubation in the pied flycatcher. *Anim Behav* 84:427-436.
- Nord A, Sandell MI, Nilsson J-Å (2010) Female zebra finches compromise clutch temperature in energetically demanding incubation conditions. *Funct Ecol* 24:1031-1036.
- Nord A, Williams JB (2015) The energetic cost of incubation. Dans: Deeming DC, Reynolds SJ (éd) *Nest, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*, 1<sup>re</sup> edn. Oxford University Press, Oxford, UK, p 152-170
- Olson CR, Vleck CM, Vleck D (2006) Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiol Biochem Zool* 79:927-936.
- Ono H, Hou P-CL, Tazawa H (1994) Responses of developing chicken embryos to acute changes in ambient temperature: noninvasive study of heart rate. *Isr J Zool* 40:467-479.
- Pearse AT, Cavitt JF, Cully JF (2004) Effects of food supplementation on female nest attentiveness and incubation mate feeding in two sympatric wren species. *Wilson Bull* 116:23-30.
- Pérez JH, Ardia DR, Chad EK, Clotfelter ED (2008) Experimental heating reveals nest temperature affects nestling condition in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Biol Lett* 4:468-471.
- Pigeon G, Baeta R, Belisle M, et al (2013) Effects of agricultural intensification and temperature on immune response to phytohemagglutinin in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can J Zool* 91:56-63.

- Pigeon G, Festa-Bianchet M, Pelletier F (2017) Long-term fitness consequences of early environment in a long-lived ungulate. *Proc R Soc B* 284:20170222.
- R Core Team (2017) R: A language and environment for statistical computing.
- Reid JM, Bignal EM, Bignal S, et al (2003) Environmental variability, life-history covariation and cohort effects in the red-billed chough *Pyrrhocorax pyrrhocorax*. *J Anim Ecol* 72:36-46.
- Rioux Paquette S, Garant D, Pelletier F, Bélisle M (2013) Seasonal patterns in tree swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecol Appl* 23:122-133.
- Rioux Paquette S, Pelletier F, Garant D, Belisle M (2014) Severe recent decrease of adult body mass in a declining insectivorous bird population. *Proc R Soc B* 281:20140649.
- Smith JA, Cooper CB, Reynolds SJ (2015) Advances in techniques to study incubation. Dans: Deeming DC, Reynolds SJ (éd) *Nest, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*. Oxford University Press, Oxford, UK, p 179-195
- Starck MJ, Ricklefs RE (1998) *Avian Growth and Development. Evolution within the altricial precocial spectrum*. Oxford University Press, New York, USA
- Stearns SC (1992) *The evolution of life histories*. Oxford University Press, Oxford
- Stephens PA, Boyd IL, McNamara JM, Houston AI (2009) Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90:2057-2067.
- Tazawa H, Nakagawa S (1985) Response of egg temperature, heart rate and blood pressure in the chick embryo to hypothermal stress. *J Comp Physiol B* 155:195-200.
- Thomson DL, Monaghan P, Furness RW (1998) The demands of incubation and avian clutch size. *Biol Rev* 73:293-304.

- Tinbergen JM, Williams JB (2002) Energetics of incubation. Dans: Deeming DC (éd) Avian incubation: behavior, environment, and evolution, 1<sup>re</sup> edn. Oxford University Press, Oxford, p 299-313
- Tomás G (2015) Hatching date vs laying date: What should we look at to study avian optimal timing of reproduction? J Avian Biol 46:107-112.
- Vedder O (2012) Individual birds advance offspring hatching in response to increased temperature after the start of laying. Oecologia 170:619-628.
- Visser ME, Holleman LJM, Gienapp P (2006) Shifts in caterpillar biomass phenology due to climate change and its impact on the breeding biology of an insectivorous bird. Oecologia 147:164-172.
- Vleck CM (1981) Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. Condor 83:229-237.
- Walters LA, Webber JA, Jones BA, Volker CL (2016) Taking A Break: The Relationship Between Ambient Temperature and Nest Attendance Patterns of Incubating Carolina Chickadees (*Poecile carolinensis*). Wilson J Ornithol 128:719-726.
- Webb DR (1987) Thermal tolerance of avian embryos: a review. Condor 89:874-898.
- Whittow GC, Tazawa H (1991) The early development of thermoregulation in birds. Physiol Zool 64:1371-1390.
- Wilkin TA, Sheldon BC (2009) Sex differences in the persistence of natal environmental effects on life histories. Curr Biol 19:1998-2002.
- Wilson KM, Kem M, Burley NT (2017) Diet history effects on Zebra Finch incubation performance: nest attendance, temperature regulation, and clutch success. Auk 134:295-307.
- Winkler DW, Luo MK, Rakhimberdiev E (2013) Temperature effects on food supply and

chick mortality in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Oecologia* 173:129-138.

Winkler DW, Ringelman KM, Dunn PO, et al (2014) Latitudinal variation in clutch size-lay date regressions in *Tachycineta* swallows: effects of food supply or demography? *Ecography* 37:670-678.

Yerkes T (1998) The influence of female age, body mass, and ambient conditions on redhead incubation constancy. *Condor* 100:62-68.

Zuur AF, Ieno EN, Walker N, et al (2009) Mixed effects models and extensions in ecology with R. Springer New York, New York, NY

## 2.9 Supplementary information

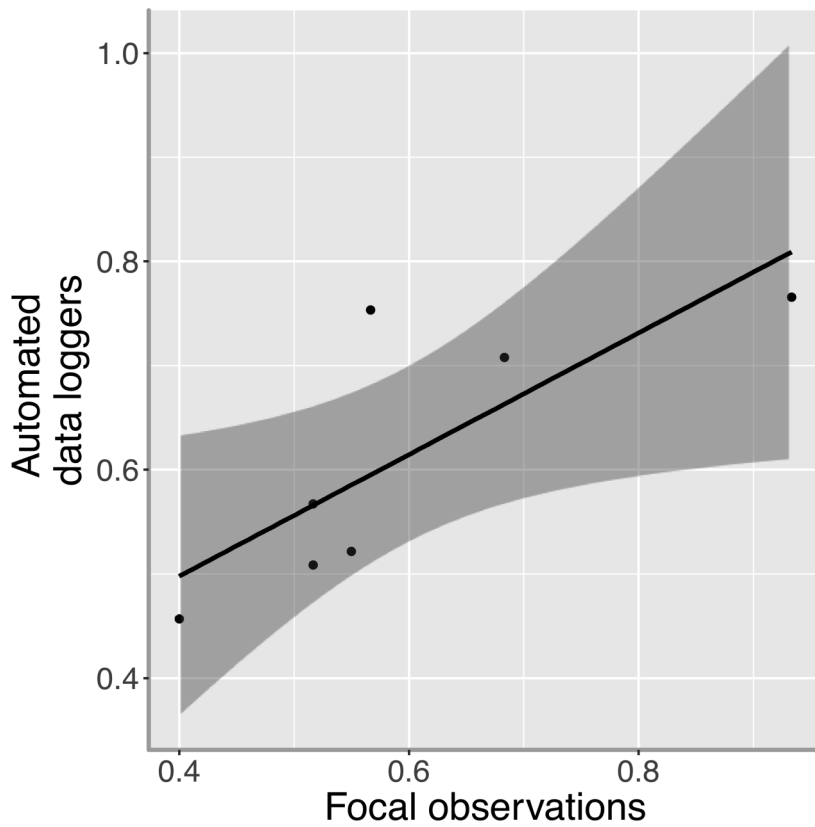


Figure S2.1 Proportion of time spent incubating was compared using two different methods. Two hours observation sessions were performed on seven different clutches. These results were then compared with results obtained with automated temperature data loggers. (Pearson's correlation;  $r = 0.782$ ,  $P = 0.038$ )



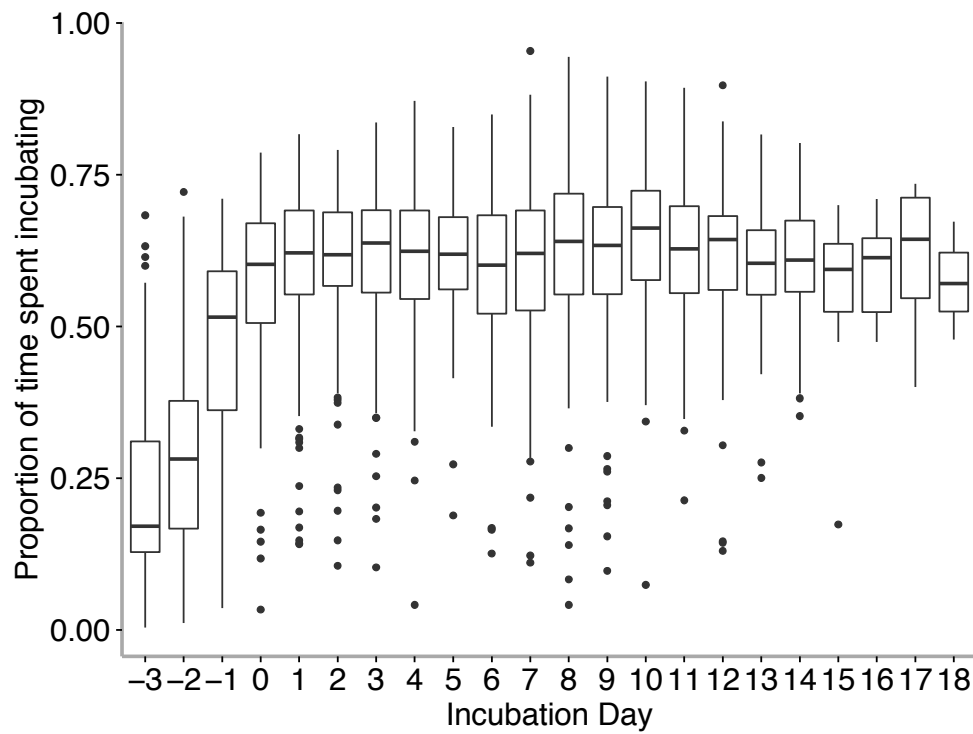


Figure S2.2 Proportion of time spent incubating as a function of incubation day in Tree swallows. Females gradually start incubating before clutch completion date (incubation day 0), and steady incubation starts after completion date.

Table S2.1 Predictor variables for three incubation behaviours for Tree swallows monitored in Southern Québec, Canada between 2010 and 2016. Interaction between incubation day and ambient temperature was omitted to interpret their effect size. Year was also included in the analysis of the proportion of time spent incubating and mean off-bout duration as a random effect. Estimates, standard errors and P-values reported have been estimated using mixed effects models including nest-box identity, farm and year as random effects. All explanatory variables were centered and scaled by their standard deviation.

	Proportion of time spent incubating		Off-bout count		Mean off-bout duration	
Predictors	Estimate (SE)	P Value	Estimate (SE)	P Value	Estimate (SE)	P Value
Intercept	0.53 (0.09)	< 0.001	3.16 (0.02)	< 0.001	2.62 (0.06)	< 0.001
Incubation Day	0.02 (0.01)	0.118	0.07 (0.01)	< 0.001	-0.09 (0.02)	< 0.001
Clutch Size	0.08 (0.03)	0.004	-0.09 (0.02)	< 0.001		
Ambient T°	0.14 (0.02)	< 0.001	0.13 (0.01)	< 0.001	-0.23 (0.02)	< 0.001
(Ambient T°) <sup>2</sup>	-0.09 (0.01)	< 0.001	-0.11 (0.01)	< 0.001	0.18 (0.01)	< 0.001
Precipitation	0.04 (0.01)	0.010	-0.05 (0.01)	< 0.001		

Table S2.2 Coefficients of correlation (r) between different incubation behaviours for female Tree swallows nesting in Southern Québec. Data were monitored daily (N = 1380 clutch x day).

	Proportion of time spent incubating	Off-bout Frequency
Off-bout Frequency	0.14 (P < 0.001)	
Mean Off-bout Duration	-0.52 (P < 0.001)	-0.41 (P < 0.001)

Table S2.3 Coefficients of correlation (r) between different incubation behaviours female Tree swallows nesting in Southern Québec for 140 clutches. Data were summarized for the total incubation period.

	Proportion of time spent incubating	Off-bout Frequency
Off-bout Frequency	-0.29 (P < 0.001)	
Mean Off-bout Duration	-0.42 (P < 0.001)	-0.58 (P < 0.001)

## **CHAPITRE 3**

### **DISCUSSION ET CONCLUSION GÉNÉRALE**

#### **3.1 Retour sur les résultats**

##### **3.1.1 Comportement d'incubation**

Le premier objectif de cette étude était d'évaluer les déterminants individuels et environnementaux du comportement d'incubation chez l'Hirondelle bicoloré. Cette étude apporte des connaissances de base qui seront essentielles à la poursuite de l'étude du comportement d'incubation chez les petits passereaux. Notamment, ces résultats indiquent que l'incubation chez l'Hirondelle bicoloré est un processus hautement dynamique qui change au cours du développement embryonnaire et qui est fortement influencé par des facteurs environnementaux. Parmi ces facteurs, la température ambiante joue un rôle important. Ceci n'est peut-être pas surprenant puisque la fonction principale de l'incubation est de fournir un environnement thermique propice au développement embryonnaire (Deeming, 2002a). L'effet de la température ambiante était toutefois non linéaire, ce qui suggère que les coûts énergétiques de l'incubation seraient plus variables à l'extérieur de la zone de thermoneutralité (Conway et Martin, 2000b). Entre des températures ambiantes très basses et intermédiaires, une relation positive entre la proportion de temps passé à incuber et la température ambiante a été observée. Il y avait ensuite une stabilisation de la proportion de temps passé à incuber à des températures intermédiaires. Les températures ambiantes basses semblent ainsi agir comme une contrainte énergétique qui forcerait les femelles à passer plus de temps à se nourrir et moins de temps à incuber. Toutefois, cette tendance positive entre la proportion de temps passé à incuber et la température ambiante était moins prononcée lorsque les embryons étaient

plus vieux, ce qui reflète leur plus grande sensibilité au froid durant cette période (Cooper et Voss, 2013). Ainsi, la balance des coûts et des bénéfices de quitter le nid pour se nourrir semble changer au cours du développement embryonnaire, ce qui influencerait ensuite le comportement d'incubation des femelles. Les femelles adoptent un comportement d'incubation plus stricte durant les derniers stades de développement embryonnaires, lorsque les expositions à des températures froides sont plus létales pour les embryons (Webb, 1987).

D'autres résultats retiennent l'attention par leur absence d'effet sur le comportement d'incubation. En outre, les caractéristiques individuelles étudiées étaient moins déterminantes pour le comportement d'incubation. Ce résultat peut sembler logique considérant la stratégie de reproduction sur revenu (Stephens et al., 2009) de ce petit passereau. Il n'en demeure pas moins que l'identité de la couvée était une variable qui expliquait une grande partie de la variabilité du comportement d'incubation (12.25% et 4.65 % pour la proportion de temps passé à incuber et la durée moyenne des épisodes d'incubation respectivement). Ce facteur considéré comme effet aléatoire dans les analyses englobe cependant plus d'information que les caractéristiques individuelles des femelles. L'identité de la couvée contient entre autres de l'information concernant le microenvironnement des nioirs, comme l'emplacement et l'exposition au soleil des nioirs (Lambrechts et al., 2010). Puisque des différences de température minimales allant de 2 à 9 °C peuvent influencer le comportement d'incubation (Londoño et al., 2008; Ardia et al., 2009, 2010; Nord et al., 2010), des facteurs reliés au microenvironnement des nioirs pourraient indirectement affecter le comportement d'incubation des femelles.

Le comportement d'incubation a souvent été mis de l'avant comme étant un comportement pouvant contribuer à l'ajustement phénologique de l'éclosion afin de synchroniser la reproduction avec l'environnement (p. ex. Cresswell et McCleery, 2003; Tomás, 2015). Un effet de la date de ponte sur le comportement d'incubation n'a cependant pas été observé dans

cette étude, ce qui est semblable aux résultats de Dunn et al. (2014) qui ont montré que la synchronisation de la reproduction avec le pic d'abondance des ressources n'était pas un facteur limitant de la reproduction chez l'Hirondelle bicoloré, du moins dans leur système d'étude. Cependant, si la synchronisation avec l'environnement s'avérait un aspect important de la reproduction dans notre système d'étude, il est possible que l'effet de la phénologie n'ait pas été détecté en raison de la fenêtre de temps étudiée. Il est bien connu que le comportement d'incubation avant la ponte du dernier œuf peut avoir un effet important sur la date d'éclosion du premier œuf (Stoleson et Beissinger, 1995; Wang et Beissinger, 2009). Or dans cette étude, le comportement d'incubation n'a été étudié qu'à partir du jour 1 d'incubation, c'est-à-dire le jour suivant la date de ponte du dernier œuf. Certaines études ont par exemple montré que la supplémentation alimentaire peut mener au commencement hâtif de l'incubation à temps plein (Nilsson, 1993; Eikenaar et al., 2003). D'autres études indiquent que l'incubation avant la ponte des derniers œufs serait plutôt le reflet d'une contrainte développementale des embryons (Stoleson et Beissinger, 1999; Ardia et al., 2006). Plus précisément, des températures ambiantes au-dessus du zéro physiologique pourraient déclencher le développement embryonnaire, ce qui forcerait ensuite les parents à maintenir des conditions d'incubation stables (Webb, 1987).

Cette étude a été réalisée dans un système avec une grande hétérogénéité environnementale (voir Ghilain et Bélisle, 2008). Cependant, ce facteur (considéré en variable qualitative) n'était pas un déterminant important du comportement d'incubation. Ghilain et Bélisle (2008) ont observé que la proportion de culture extensive autour des nichoirs avait un léger effet positif sur le succès d'éclosion, mais que l'effet du paysage agricole se faisait surtout sentir sur le nombre de jeunes envolés. Ce résultat concorde avec les résultats de Rioux Paquette et al. (2013) qui ont observé que les différences dans l'abondance des ressources entre les différents milieux agricoles étaient surtout perceptibles plus tard durant la saison, lorsque la période d'incubation est terminée pour la plupart des individus. Ainsi, l'effet de l'intensification agricole sur le comportement des parents est potentiellement plus perceptible durant des étapes

de reproduction subséquentes, comme le nourrissage des oisillons. Bien que les dépenses énergétiques des femelles durant l'incubation et le nourrissage soient semblables (Nord et Williams, 2015), il est possible que la disponibilité des ressources soit plus difficile à compenser durant le nourrissage des jeunes en raison du plus grand nombre d'individus à nourrir. C'est-à-dire que durant l'incubation, les femelles doivent acquérir les ressources pour ensuite les distribuer sous forme de chaleur aux œufs tandis que durant le nourrissage, chaque oisillon doit recevoir une quantité de nourriture donnée, ce qui pourrait représenter une plus grande demande de nourriture.

### 3.1.2 Succès d'éclosion

Il est évident que l'incubation est une phase essentielle de la reproduction chez les oiseaux, sans quoi il est impossible d'amener les embryons à l'éclosion. Ainsi, des parents qui abandonnent leur couvée avant l'éclosion n'auront aucun succès reproducteur. Il est cependant plus difficile de percevoir l'importance du comportement parmi des individus ayant réussi à mener leur couvée à l'éclosion (Williams, 2012). Cette étude a montré que les différences individuelles au niveau du comportement d'incubation peuvent avoir des effets potentiels sur la valeur adaptative des parents. Notamment, les parents qui allouent plus de temps à l'incubation ont une plus grande probabilité d'amener au moins un œuf à l'éclosion et d'amener une plus grande proportion de leur couvée à l'éclosion. La majorité des études sur l'effet des conditions d'incubation sur des traits de valeur adaptative ont été réalisées de façon artificielle et sur des espèces domestiques ou des espèces qui sont associées à une stratégie de reproduction sur capital (Webb, 1987; Deeming, 2002a). Pour des petites espèces incapables d'emmagasiner des ressources et de soutenir des conditions d'incubation très stables, il aurait été envisageable que les embryons aient été adaptés pour résister à un éventail de conditions plus vastes (Boersma et Wheelwright, 1979; Jia et al., 2010; Bueno-Enciso et al., 2017a) et que les conditions d'incubation puissent jouer un rôle moins important sur leur succès

reproducteur. Cette étude montre donc que les conditions d'incubation peuvent limiter en partie la reproduction chez l'Hirondelle bicolore et que le temps investi dans le maintien corporel peut se faire aux dépens de la reproduction.

### 3.2 Perspectives d'avenir

Bien que le comportement d'incubation ait suscité un intérêt grandissant durant les dernières décennies, cette étude utilise une des bases de données les plus importantes sur le comportement d'incubation chez les oiseaux. Les données comportementales de cette étude ont été obtenues à partir de données prises de façon automatisée et en continu. Ainsi, une très grande quantité d'information détaillée était disponible, mais seulement une portion de cette information fut analysée. Entre autres, le comportement avant et pendant la date de ponte du dernier œuf semble très variable (Hébert, 2000). Puisque durant cette période les embryons sont moins vulnérables aux expositions à la température ambiante (Webb, 1987; Wang et Beissinger, 2009), il est possible que les caractéristiques individuelles puissent jouer un plus grand rôle dans le comportement d'incubation. De plus, cette période pourrait s'avérer importante pour l'ajustement des traits phénologiques, comme la durée d'incubation (Stoleson et Beissinger, 1995) (voir plus bas). La nuit est une autre période qui fut omise des analyses puisqu'il est supposé que les femelles incubent de façon constante durant la nuit après le début de l'incubation (Haftorn, 1981; Cooper et Voss, 2013; Coe et al., 2015). Ces données pourraient permettre de confirmer ou d'infirmer cette supposition. Il est possible que certains événements rares soient détectés comme des absences durant la nuit ou des absences de très longues durées durant le jour (Bueno-Enciso et al., 2017a). Confirmer l'existence de ces événements, évaluer les circonstances qui les favorisent et évaluer les conséquences de ces événements rares sont certainement des tâches qui seraient impossibles sans l'utilisation de techniques d'échantillonnage automatisé.



Les études sur l'incubation ont souvent porté sur la description du comportement (p. ex. Coe et al., 2015; Bueno-Enciso et al., 2017b) ou sur l'aspect énergétique de celui-ci (p. ex. Londoño et al., 2008; Nord et Williams, 2015). Par contre, l'incubation a rarement été étudiée dans un cadre pour tester des théories bien établies en écologie ou en évolution. Chez l'Hirondelle bicolore, les mâles possèdent des caractères sexuels secondaires quantifiables (Van Wijk et al., 2016a) et ceux-ci sont reliés au succès reproducteur (Van Wijk et al., 2016b), ce qui semble indiquer que ces traits peuvent agir comme des signaux honnêtes (Zahavi, 1975) de « qualité individuelle » (Bergeron et al., 2011). Cette espèce représente donc un modèle intéressant pour répondre à des questions sur la sélection sexuelle (Sheldon, 2000). Il est considéré que les mâles ne participent pas directement à l'incubation des œufs et contrairement à d'autres espèces, ils ne nourrissent pas les femelles durant cette période (Dunn et Hannon, 1992). Cependant, les résultats de Bourret et Garant (2015) (voir matériel supplémentaire) indiquent que le génotype du mâle social peut influencer la durée d'incubation chez l'Hirondelle bicolore. Puisque les conditions d'incubation peuvent avoir des effets à long terme sur la progéniture, il est envisageable que les femelles ajustent leur investissement dans l'incubation en fonction des bénéfices perçus selon les caractéristiques des mâles (Sheldon, 2000).

Avec les changements climatiques rapides observés durant les dernières décennies, l'incubation pourrait s'avérer être un aspect important pour faire face à ces changements chez plusieurs espèces (Tomás, 2015). Dans ce système d'étude, un avancement dans les dates de ponte de 4,2 jours sur une période de dix ans a déjà été observé en réponse à ces changements climatiques (Bourret et al., 2015). En poursuivant ce suivi populationnel pour encore plusieurs années, il serait possible d'évaluer la phénologie du commencement de l'incubation à temps plein par rapport à la date de ponte du dernier œuf. Ce trait pourrait s'avérer important dans le contexte des changements climatiques puisqu'il influence directement la date d'éclosion (Stoleson et Beissinger, 1995; Albrecht et Klvaňa, 2004; Wang et Beissinger, 2009). Par contre, la récolte de données avant la date de ponte du dernier œuf pose des problèmes

techniques puisque les femelles tendent à évacuer les enregistreurs de température durant cette période (communication personnelle G. Pigeon). De plus, définir le début de la période d'incubation à temps plein n'est pas évident puisque le commencement de l'incubation se fait de façon graduelle (Haftorn, 1981). Par contre, le commencement de l'incubation pourrait être évalué de façon indirecte en considérant le comportement d'incubation à un jour précis. Ainsi, au lieu d'établir un seuil de proportion de temps passé à incuber pour déterminer la journée du commencement de l'incubation, les chercheurs pourraient plutôt évaluer la proportion de temps passé à incuber à un jour fixe, comme la date de ponte du dernier œuf (p. ex. Cresswell et McCleery, 2003). La recherche pourrait également se tourner vers l'effet des épisodes climatiques anormaux de courtes durées (p. ex.. Parmesan et al., 2000; Marrot et al., 2017). Les résultats de cette étude ont montré que les effets contraignants de la température ambiante sur le comportement d'incubation se manifestent à court terme. Ainsi, des épisodes de températures froides durant des périodes critiques du développement embryonnaire pourraient avoir un impact important sur la reproduction des petits passereaux. Des épisodes de températures chaudes avant le commencement de l'incubation pourraient également avoir un effet sur la reproduction en déclenchant le développement embryonnaire, ce qui forcerait ensuite les parents à maintenir des conditions d'incubations propices au développement embryonnaire (Stoleson et Beissinger, 1999; Ardia et al., 2006). Ainsi, un épisode de température chaude suivie d'un épisode de température froide serait particulièrement contraignant.

### 3.3 Conclusion

Les résultats de cette étude ont montré que l'incubation est un processus dynamique qui change selon les conditions environnementales, mais aussi selon l'âge des embryons, ce qui semble refléter les changements dans les besoins en énergie thermique de ces derniers. Durant les premiers jours de la période d'incubation, la température ambiante agit comme une

contrainte énergétique sur le comportement d'incubation. Puisque la proportion de temps passer à incuber peut avoir un effet sur le succès d'éclosion, des températures froides pourraient avoir des effets sur la reproduction chez les petits passereaux. Cependant, pour comprendre l'effet des changements climatiques par rapport au comportement d'incubation, des aspects de synchronisation avec l'environnement et d'instabilité climatique à court terme devraient être pris en compte. Après plusieurs années de recherche sur l'aspect descriptif et énergétique du comportement d'incubation, la recherche future devrait se tourner davantage vers des questions plus fondamentales et considérer le comportement d'incubation comme un investissement parental important.

## BIBLIOGRAPHIE

Albrecht T., et Klvaňa P. (2004). Nest crypsis, reproductive value of a clutch and escape decisions in incubating female mallards *anas platyrhynchos*. *Ethology* 110, 603-613.

Alonso-Alvarez C., et Velando A. (2012). Benefits and costs of parental care. Dans: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (éd) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, UK, p 40-61

Amininasab S.M., Kingma S.A., Birker M., Hildenbrandt H., et Komdeur J. (2016). The effect of ambient temperature, habitat quality and individual age on incubation behaviour and incubation feeding in a socially monogamous songbird. *Behav Ecol Sociobiol* 70, 1591-1600.

Appleby M.C. (1980). Social rank and food access in red deer stags. *Behaviour* 74, 294-309.

Ardia D.R., et Clotfelter E.D. (2007). Individual quality and age affect responses to an energetic constraint in a cavity-nesting bird. *Behav Ecol* 18, 259-266.

Ardia D.R., Cooper C.B., et Dhondt A.A. (2006). Warm temperatures lead to early onset of incubation, shorter Incubation periods and greater hatching asynchrony in tree swallows *Tachycineta bicolor* at the extremes of their range. *J Avian Biol* 37, 137-142.

Ardia D.R., Pérez J.H., Chad E.K., Voss M.A., et Clotfelter E.D. (2009). Temperature and life history: experimental heating leads female tree swallows to modulate egg temperature and incubation behaviour. *J Anim Ecol* 78, 4-13.

Ardia D.R., Pérez J.H., et Clotfelter E.D. (2010). Experimental cooling during incubation leads to reduced innate immunity and body condition in nestling tree swallows. *Proc R Soc B* 277, 1881-1888.

Barber C.A., Robertson R.J., et Boag P.T. (1996). The high frequency of extra pair paternity in

tree swallows is not an artifact of nestboxes. *Behav Ecol Sociobiol* 38, 425-430.

Barton R.A., et Whiten A. (1993). Feeding competition among female olive baboons, *Papio anubis*. *Anim Behav* 46, 777-789.

Ben-Ezra N., et Burness G. (2017). Constant and cycling incubation temperatures have long-term effects on the morphology and metabolic rate of Japanese quail. *Physiol Biochem Zool* 90, 96-105.

Bergeron P., Baeta R., Pelletier F., Réale D., et Garant D. (2011). Individual quality: Tautology or biological reality? *J Anim Ecol* 80, 361-364.

Berntsen H.H., et Bech C. (2016). Incubation temperature influences survival in a small passerine bird. *J Avian Biol* 47, 141-145.

Bertrand S., Alonso-Alvarez C., Devevey G., Faivre B., Prost J., et Sorci G. (2006). Carotenoids modulate the trade-off between egg production and resistance to oxidative stress in zebra finches. *Oecologia* 147, 576-584.

Biebach H. (1986). Energetics of rewarming a clutch in starlings (*Sturnus vulgaris*). *Physiol Zool* 59, 69-75.

Blackburn D.G. (1999). Viviparity and oviparity: Evolution and reproductive strategies. Dans: *Encyclopedia of Reproduction*, Volume 4. p 994-1003

Blount J.D., Metcalfe N.B., Birkhead T.R., et Surai P.F. (2003). Carotenoid modulation of immune function and sexual attractiveness in zebra finches. *Science* (80- ) 300, 125-127.

Boersma P.D., et Wheelwright N.T. (1979). Egg neglect in the Procellariiformes: reproductive adaptations in the fork-tailed storm-petrel. *Condor* 81, 157-165.

Bourret A., Bélisle M., Pelletier F., et Garant D. (2015). Multidimensional environmental influences on timing of breeding in a tree swallow population facing climate change. *Evol*

Appl 8, 933-944.

Bourret A., et Garant D. (2015). Candidate gene-environment interactions and their relationships with timing of breeding in a wild bird population. *Ecol Evol* 5, 3628-3641.

Bryan S.M., et Bryant D.M. (1999). Heating nest-noxes reveals an energetic constraint on incubation behaviour in great tits, *Parus major*. *Phil Trans R Soc B* 266, 157-162.

Bueno-Enciso J., Barrientos R., Ferrer E.S., et Sanz J.J. (2017a). Do extended incubation recesses carry fitness costs in two cavity-nesting birds? *J F Ornithol* 88, 146-155.

Bueno-Enciso J., Barrientos R., et Sanz J.J. (2017b). Incubation behaviour of Blue Cyanistes caeruleus and Great Tits *Parus major* in a Mediterranean habitat. *Acta Ornithol* 52, 21-34.

Bulmer M.G., et Perrins C.M. (1972). Mortality in the Great Tit *Parus Major*. *Ibis (Lond 1859)* 115, 277-281.

Calow B.Y.P. (1978). 23 the cost of reproduction - a physiological approach. 23-40.

Caraco T., Blanckenhorn W.U., Gregory G.M., Newman J.A., Recer G.M., et Zwicker S.M. (1990). Risk-sensitivity: ambient temperature affects on foraging. *Anim Behav* 39, 338-345.

Clutton-Brock T.H. (1991). *The evolution of parental care* (Princeton, UK: Princeton University Press).

Clutton-Brock T.H. (1984). Reproductive effort and terminal investment in iteroparous animals. *Am Nat* 123, 212-229.

Clutton-Brock T.H., Albon S.D., et Guinness F.E. (1989). Fitness costs of gestation and lactation in wild mammals. *Nature* 337, 260-262.

Cockburn A. (2006). Prevalence of different modes of parental care in birds. *Proc R Soc B* 273, 1375-1383.

Coe B.H., Beck M.L., Chin S.Y., Jachowski C.M.B., et Hopkins W.A. (2015). Local variation in weather conditions influences incubation behavior and temperature in a passerine bird. *J Avian Biol* 46, 385-394.

Coleman R.M., et Gross M.R. (1991). Parental investment theory: The role of past investment. *Trends Ecol Evol* 6, 404-406.

Coleman R.M., et Whittall R.D. (1988). Clutch size and the cost of incubation in the Bengalese finch (*Lonchura striata var. domestica*). *Behav Ecol Sociobiol* 23, 367-372.

Conway C.J., et Martin T.E. (2000a). Evolution of passerine incubation behavior: influence of food, temperature, and nest predation. *Evolution (N Y)* 54, 670-685.

Conway C.J., et Martin T.E. (2000b). Effects of ambient temperature on avian incubation behavior. *Behav Ecol* 11, 178-188.

Cooper C.B., et Voss M.A. (2013). Avian incubation patterns reflect temporal changes in developing clutches. *PLoS One* 8, 1-6.

Cresswell W., et McCleery R. (2003). How great tits maintain synchronization of their hatch date with food supply in response to long-term variability in temperature. *J Anim Ecol* 72, 356-366.

D'Astous É., et Villard M.-A. (2012). Effects of selection harvesting on bark invertebrates and nest provisioning rate in an old forest specialist, the brown creeper (*Certhia americana*). *Ecoscience* 19, 106-112.

de Heij M.E., van den Hout P.J., et Tinbergen J.M. (2006). Fitness cost of incubation in great tits (*Parus major*) is related to clutch size. *Proc R Soc B* 273, 2353-2361.

Deeming D.C. (2002a). *Avian Incubation*, 1<sup>re</sup> edn. (Oxford, UK: Oxford University Press).

Deeming D.C. (2002b). Embryonic development and utilisation of egg component. Dans:

Deeming DC (éd) Avian incubation: behavior, environment, and evolution. Oxford University Press, Oxford, UK, p 43-53

Deeming D.C., et Ferguson M.W.J. (1991). Physiological effects of incubation temperature on embryonic development in reptiles and birds. Dans: Deeming DC, Ferguson MWJ (éd) Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p 147-172

Dobbs R.C., Styrsky J.D., et Thompson C.F. (2006). Clutch size and the costs of incubation in the house wren. *Behav Ecol* 17, 849-856.

Dunn P., et Hannon S.J. (1992). Effects of food abundance and male parental care on reproductive success and monogamy in Tree swallows. *Am Ornithol Soc* 109, 488-499.

Dunn P.O., Winkler D.W., Whittingham L.A., Hannon S.J., et Robertson R.J. (2011). A test of the mismatch How is timing of reproduction hypothesis : in an aerial insectivore ? related to food abundance. 92, 450-461.

Eikenaar C., Berg M.L., et Komdeur J. (2003). Experimental evidence for the influence of food availability on incubation attendance and hatching asynchrony in the Australian reed warbler *Acrocephalus australis*. *J Avian Biol* 34, 419-427.

Fitze P.S., Tschirren B., Gasparini J., et Richner H. (2007). Carotenoid-Based Plumage Colors and Immune Function: Is There a Trade-Off for Rare Carotenoids? *Am Nat* 169, S137-S144.

Freeman B.M., et Vince M.A. (1974). Development of the avian embryo (London, UK: Chapman and Hall).

Freeman S., et Herron J.C. (2007). Evolutionary Analysis, 3rd edn. (Upper Saddle River, NJ: Pearson Education, Inc.).

Ghilain A., et Bélisle M. (2008). Breeding success of tree swallows along a gradient of agricultural intensification. *Ecol Appl* 18, 1140-1154.



- Gill F.B. (2007). Ornithology, 3rd edn. (New York, USA: W. H. Freeman and Company).
- Goodbred C.O., et Holmes R.T. (1996). Factors affecting food provisioning of nestling black-throated blue warblers. *Wilson Bull* 108, 467-479.
- Ha R.R. (2010). Cost-benefit analysis in animal behavior. Dans: Breed MD, Moore J (éd) *Encyclopedia of Animal Behavior*. Academic Press, Oxford, UK, p 402-405
- Haftorn S. (1981). Incubation during the egg-laying period in relation to clutch-size and other aspects of reproduction in the Great tit *Parus major*. *Ornis Scand* 12, 169-185.
- Haftorn S., et Reinertsen R.E. (1985). The effect of temperature and clutch size on the energetic cost of incubation in a free-living blue tit (*Parus caeruleus*). *Auk* 102, 470-478.
- Hamel S., Gaillard J.M., Yoccoz N.G., Loison A., Bonenfant C., et Descamps S. (2010). Fitness costs of reproduction depend on life speed: Empirical evidence from mammalian populations. *Ecol Lett* 13, 915-935.
- Hanssen S.A., Hasselquist D., Folstad I., et Erikstad K.E. (2005). Cost of reproduction in a long-lived bird: incubation effort reduces immune function and future reproduction. *Proc R Soc B* 272, 1039-1046.
- Heaney V., et Monaghan P. (1996). Optimal allocation of effort between reproductive phases: the trade-off between incubation costs and subsequent brood rearing capacity. *Biol Sci* 263, 1719-1724.
- Hébert P.N. (2000). Ecological factors affecting initiation of incubation behaviour. Dans: Deeming DC (éd) *Avian incubation: behavior, environment, and evolution*. Oxford University Press, Oxford, UK, p 270-279
- Hepp G.R., et Kenamer R.A. (2012). Warm is better: incubation temperature influences apparent survival and recruitment of wood ducks (*Aix sponsa*). *PLoS One* 7, 1-6.

- Hepp G.R., Kennamer R.A., et Johnson M.H. (2006). Maternal effects in wood ducks: incubation temperature influences incubation period and neonate phenotype. *Funct Ecol* 20, 307-314.
- Hill G.E. (1991). Plumage coloration is a sexually selected indicator of male quality. *Nature* 350, 337-338.
- Hoi-Leitner M., Romero-Pujante M., Hoi H., et Pavlova A. (2001). Food availability and immune capacity in serin ( *Serinus serinus* ) nestlings. *Behav Ecol Sociobiol* 49, 333-339.
- Hussell D.J.T. (1983). Age and plumage color in female Tree swallows. *J F Ornithol* 54, 312-318.
- Jia C.-X., Sun Y.-H., et Swenson J.E. (2010). Unusual Incubation Behavior and Embryonic Tolerance of Hypothermia by the Blood Pheasant ( *Ithaginis cruentus* ). *Auk* 127, 926-931.
- King J.R. (1973). Energetic of reproduction in birds. Dans: Farner D (éd) *Breeding biology of birds*. National academy of sciences, Washington, p 78-107
- Klug H., Alonzo S.H., et Bonsall M.B. (2012). Theoretical foundations of parental care. Dans: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (éd) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, UK, p 21-39
- Krebs J.R. (John R., et Davies N.B. (Nicholas B.. (1993). *An introduction to behavioural ecology* (Blackwell Scientific Publications).
- Krist M. (2011). Egg size and offspring quality: A meta-analysis in birds. *Biol Rev* 86, 692-716.
- Lambrechts M.M., Adriaensen F., Ardia D.R., Artemyev A. V., Atiénzar F., Bañbura J., Barba E., Bouvier J.-C., Camprodon J., Cooper C.B., et al. (2010). The design of artificial nestboxes for the study of secondary hole-nesting birds: a review of methodological inconsistencies and potential biases. *Acta Ornithol* 45, 1-26.

- Lindén M., et Møller A.P. (1989). Cost of Reproduction and Covariation of Life-History Traits in Birds. *Trends Ecol Evol* 4, 367-371.
- Lombardo M.P., Bosman R.M., Faro C.A., Houtteman S.G., et Kluisza T.S. (1995). Effect of Feathers as Nest Insulation on Incubation Behaviour and Reproductive Performance of Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Auk* 112, 973-981.
- Londoño G.A., Levey D.J., et Robinson S.K. (2008). Effects of temperature and food on incubation behaviour of the northern mockingbird, *Mimus polyglottos*. *Anim Behav* 76, 669-677.
- Magnhagen C. (1991). Predation risk as a cost of reproduction. *Trends Ecol Evol* 6, 183-186.
- Marrot P., Garant D., et Charmantier A. (2017). Multiple extreme climatic events strengthen selection for earlier breeding in a wild passerine. *Philos Trans R Soc B* 372, 20160372.
- Martin T.E., Ton R., et Oteyza J.C. (2018). Adaptive influence of extrinsic and intrinsic factors on variation of incubation periods among tropical and temperate passerines. *Auk* 135, 101-113.
- Masman D., Dijkstra C., Daan S., et Bult A. (1989). Energetic limitation of avian parental effort: Field experiments in the kestrel (*Falco tinnunculus*). *J Evol Biol* 2, 435-455.
- Monaghan P., Nager R.G., et Houston D.C. (1998). The price of eggs: increased investment in egg production reduces the offspring rearing capacity of parents. *Proc R Soc London Ser B* 265, 1731-1735.
- Moreno J., Carlson A., Ornis S., Scandinavian S., May N., Moreno J., et Carlson A. (1989). Clutch size dans the costs of incubation in the Pied flycatcher *Ficedula hypoleuca*. 20, 123-128.
- Moreno J., Gustafsson L., Allan C., et Pärt T. (1991). The cost of incubation in relation to clutch-size in the Collared Flycatcher *Ficedula albicollis*. *Ibis (Lond 1859)* 133, 186-193.

- Murphy M.T., Armbrrecht B., Vlamis E., et Pierce a. (2000). Is reproduction by tree swallows cost free? *Auk* 117, 902-912.
- Naef-Daenzer L., Naef-Daenzer B., et Nager R.G. (2000). Prey selection and foraging performance of breeding Great Tits *Parus major* in relation to food availability. *J Avian Biol* 31, 206-214.
- Nakagawa S., et Schielzeth H. (2013). A general and simple method for obtaining  $R^2$  from generalized linear mixed-effects models. *Methods Ecol Evol* 4, 133-142.
- Nilsson J.-Å. (1993). Energetic constraints on hatching asynchrony. *Am Nat* 141, 158-166.
- Nilsson J.F., Stjernman M., et Nilsson J.-Å. (2008). Experimental reduction of incubation temperature affects both nestling and adult blue tits *Cyanistes caeruleus*. *J Avian Biol* 39, 553-559.
- Nord A., et Nilsson J.-Å. (2011). Incubation temperature affects growth and energy metabolism in blue tit nestlings. *Am Nat* 178, 639-651.
- Nord A., et Nilsson J.-Å. (2012). Context-dependent costs of incubation in the pied flycatcher. *Anim Behav* 84, 427-436.
- Nord A., Sandell M.I., et Nilsson J.-Å. (2010). Female zebra finches compromise clutch temperature in energetically demanding incubation conditions. *Funct Ecol* 24, 1031-1036.
- Nord A., et Williams J.B. (2015). The energetic cost of incubation. Dans: Deeming DC, Reynolds SJ (éd) *Nest, eggs, and incubation: new ideas about avian reproduction*, 1<sup>re</sup> edn. Oxford University Press, Oxford, UK, p 152-170
- Nur N. (1988). The consequences of brood size for breeding blue tits. III. Measuring the cost of reproduction: survival, future fecundity, and differential dispersal. *Evolution* (N Y) 42, 351-362.

Olson C.R., Vleck C.M., et Vleck D. (2006). Periodic cooling of bird eggs reduces embryonic growth efficiency. *Physiol Biochem Zool* 79, 927-936.

Parmesan C., Root T.L., et Willig M.R. (2000). Impacts of extreme weather and climate on terrestrial biota. *Bull Am Meteorol Soc* 81, 443-450.

Pearse A.T., Cavitt J.F., et Cully J.F. (2004). Effects of food supplementation on female nest attentiveness and incubation mate feeding in two sympatric wren species. *Wilson Bull* 116, 23-30.

Pérez J.H., Ardia D.R., Chad E.K., et Clotfelter E.D. (2008). Experimental heating reveals nest temperature affects nestling condition in tree swallows (*Tachycineta bicolor*). *Biol Lett* 4, 468-471.

Pigeon G., Baeta R., Belisle M., Garant D., et Pelletier F. (2013). Effects of agricultural intensification and temperature on immune response to phytohemagglutinin in Tree Swallows (*Tachycineta bicolor*). *Can J Zool* 91, 56-63.

Ricklefs R.E., et Hainsworth F.R. (1968). Temperature regulation in nestling cactus wren: the development of homeothermy. *Condor* 70, 121-127.

Rioux Paquette S., Garant D., Pelletier F., et Bélisle M. (2013). Seasonal patterns in tree swallow prey (Diptera) abundance are affected by agricultural intensification. *Ecol Appl* 23, 122-133.

Robertson R.J., et Rendell W.B. (1990). A comparison of the breeding ecology of a secondary cavity nesting bird, the Tree Swallow (*Tachycineta bicolor*), in nest boxes and natural cavities. *Can J Zool* 68, 1046-1052.

Robertson R.J., et Rendell W.B. (2001). A long-term study of reproductive performance in tree swallows: the influence of age and senescence on output. *J Anim Ecol* 70, 1014-1031.

Robertson R.J., Stutchbury B.J., et Cohen R.R. (1992). Tree swallow (*Tachycineta bicolor*)

(Ithaca, USA: Academy of Natural Sciences).

Schwagmeyer P.L., et Mock D.W. (2008). Parental provisioning and offspring fitness: size matters. *Anim Behav* 75, 291-298.

Sheldon B.C. (2000). Differential allocation: Tests, mechanisms and implications. *Trends Ecol Evol* 15, 397-402.

Skutch A.F. (1957). The Incubation Patterns of birds. *Ibis (Lond 1859)* 99, 69-93.

Smiseth P.T., Kölliker M., et Royle N.J. (2012). What is parental care? Dans: Royle NJ, Smiseth PT, Kölliker M (éd) *The evolution of parental care*. Oxford University Press, Oxford, UK, p 1-20

Starck M.J., et Ricklefs R.E. (1998). *Avian Growth and Development. Evolution within the altricial precocial spectrum* (New York, USA: Oxford University Press).

Stearns S.C. (1992). *The evolution of life histories* (Oxford: Oxford University Press).

Stephens P.A., Boyd I.L., McNamara J.M., et Houston A.I. (2009). Capital breeding and income breeding: their meaning, measurement, and worth. *Ecology* 90, 2057-2067.

Stoleson S.H., et Beissinger S.R. (1995). Hatching asynchrony and the onset of incubation in birds, revisited. When Is the Critical Period? *Curr Ornithol Vol 12* 12, 191-270.

Stoleson S.H., et Beissinger S.R. (1999). Egg viability as a constraint on hatching synchrony at high ambient temperatures. *J Anim Ecol* 68, 951-962.

Thompson S.C., et Raveling D.G. (1987). Incubation behavior of emperor geese compared with other geese : Interactions of predation, body size, and energetics. *Auk* 104, 707-716.

Tomás G. (2015). Hatching date vs laying date: What should we look at to study avian optimal timing of reproduction? *J Avian Biol* 46, 107-112.

Tremblay I., Thomas D., Blondel J., Perret P., et Lambrechts M.M. (2005). The effect of habitat quality on foraging patterns, provisioning rate and nestling growth in Corsican Blue Tits *Parus caeruleus*. *Ibis* (Lond 1859) *147*, 17-24.

Turner S.J. (1991). The thermal energetics of incubated bird eggs. Dans: Deeming DC, Ferguson MWJ (éd) *Egg incubation: its effects on embryonic development in birds and reptiles*. Cambridge University Press, Cambridge, UK, p 117-146

Turner S.J. (2002). Maintenance of egg temperature. Dans: Deeming DC (éd) *Avian incubation: behavior, environment, and evolution*. Oxford University Press, Oxford, UK, p 119-142

Van Noordwijk A.J., et de Jong G. (1986). Acquisition and allocation of resources: Their influence on variation in life history. *Am Nat* *128*, 137-142.

Van Wijk S., Bélisle M., Garant D., et Pelletier F. (2016a). A reliable technique to quantify the individual variability of iridescent coloration in birds. *J Avian Biol* *47*, 227-234.

Van Wijk S., Bourret A., Bélisle M., Garant D., et Pelletier F. (2016b). The influence of iridescent coloration directionality on male tree swallows' reproductive success at different breeding densities. *Behav Ecol Sociobiol* *70*, 1557-1569.

Velando A., Drummond H., et Torres R. (2006). Senescent birds redouble reproductive effort when ill: confirmation of the terminal investment hypothesis. *Proc R Soc B* *273*, 1443-1448.

Visser M.E., et Lessells C.M. (2001). The costs of egg production and incubation in great tits (*Parus major*). *Proc R Soc London Ser B* *268*, 1271-1277.

Vleck C.M. (1981). Energetic cost of incubation in the Zebra Finch. *Condor* *83*, 229-237.

Vleck D. (1975). The energy cost of burrowing by the pocket gopher *Thomomys bottae*. *Physiol Zool* *52*, 122-136.

- Wang J.M., et Beissinger S.R. (2009). Variation in the onset of incubation and its influence on avian hatching success and asynchrony. *Anim Behav* 78, 601-613.
- Webb D.R. (1987). Thermal tolerance of avian embryos: a review. *Condor* 89, 874-898.
- Wetzel D.P., Hatch M.I., et Westneat D.F. (2015). Genetic sources of individual variation in parental care behavior. *Behav Ecol Sociobiol* 69, 1933-1943.
- Whittingham L.A., et Robertson R.J. (1994). Food Availability, Parental Care and Male Mating Success in Red-Winged Blackbirds (*Agelaius phoeniceus*). *J Anim Ecol* 63, 139.
- Williams G.C. (1966). Natural selection, the cost of reproduction, and a refinement of Lack's principle. *Am Nat* 100, 687-690.
- Williams T.D. (2012). Parental care: incubation and chick rearing. Dans: *Physiological adaptation for breeding in birds*. Princeton University Press, Princeton, USA, p 198-246
- Winkler D.W., et Allen P.E. (1996). The seasonal decline in tree swallow clutch size : physiological constraint or strategic adjustment? 77, 922-932.
- Ydenberg R.C., et Bertram D.F. (1989). Lack's clutch size hypothesis and brood enlargement studies on colonial seabirds. *Colon Waterbirds* 12, 134-137.
- Zahavi A. (1975). Mate selection - a selection for a handicap. *J Theor Biol* 53, 205-214.



